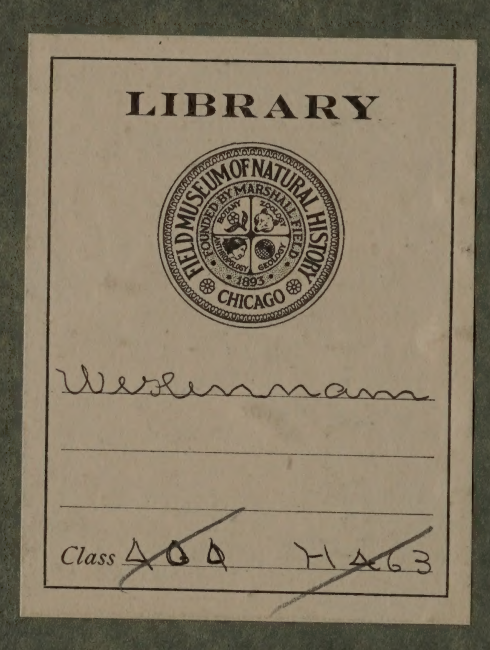
R. HESSE

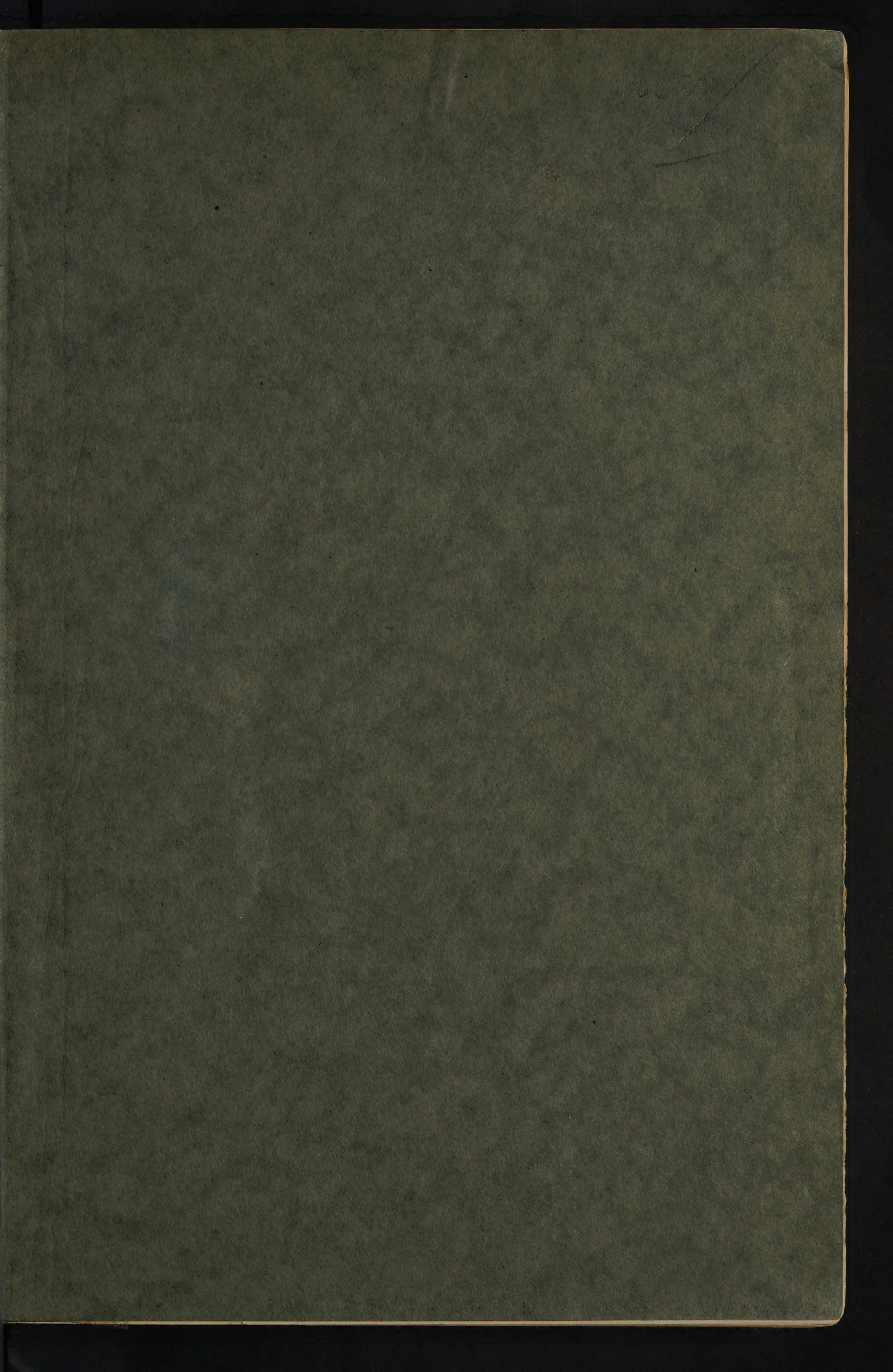
TIERGEOGRAPHIE



JENA, GUSTAV FISCHER



LIBRARY
FIELD MUSEUM OF NATURAL HISTORY
FOUNDED BY MARSHALL FIELD
BOTANY
ZOOLOGY
ANTHROPOLOGY
GEOLOGY
1893
CHICAGO
Class



TIERGEOGRAPHIE

AUF

ÖKOLOGISCHER GRUNDLAGE

VON

DR. RICHARD HESSE

O. PROFESSOR DER ZOOLOGIE UND VERGLEICHENDEN ANATOMIE
UND DIREKTOR DES ZOOLOGISCHEN INSTITUTS AN DER UNIVERSITÄT BONN

MIT 135 ABBILDUNGEN IM TEXT



JENA
VERLAG VON GUSTAV FISCHER
1924

Alfred Hettner

in Freundschaft gewidmet

Vorwort.

Als ich im September 1912 meinen Aufsatz „Die ökologischen Grundlagen der Tierverbreitung“ (Hettners Geographische Zeitschrift 19, 1913) abgeschlossen hatte, lag es zunächst in meiner Absicht, mich wieder anderen Arbeitsgebieten zuzuwenden. Aber dieser Stoff hatte mirs angetan und ließ mich nicht los. Dazu kam die freundliche Aufnahme, die jener Aufsatz in den Kreisen der Zoologen und Geographen gefunden hatte, und die mehrfach, u. a. von A. Penck, ausgesprochene Aufforderung, diese Gedankengänge doch weiter auszubauen zu einem Handbuch der Tiergeographie. Wenn ich mich in der Antwort an Penck damals dahin aussprach, daß ich in etwa 4 Jahren einem solchen Unternehmen näher treten könnte, so hoffte ich doch, daß sich ein Berufenerer finden möchte, der statt meiner diese Arbeit verrichtete. Aber weder die jetzt verstorbenen A. Brauer oder W. Kükenthal, noch unter den Lebenden der besonders dazu geeignete L. Döderlein oder der in diesem Gebiete so vielfach erfolgreich tätige F. Zschokke haben uns inzwischen ein solches Werk beschert. So übergebe ich denn jetzt, nach weiteren 12 Jahren rastloser Arbeit, die auch durch den Heeresdienst während 20 Monaten nicht völlig unterbrochen wurde, dieses Buch den Freunden der Tiergeographie mit der Bitte um günstige Aufnahme.

Der Titel sollte ursprünglich einfach lauten: „Ökologische Tiergeographie“. Aber als die Ausarbeitung nahezu fertig vorlag, erschien unter diesem Titel im gleichen Verlage das nützliche und inhaltreiche Buch von F. Dahl, das freilich nicht das bringt, was ich unter ökologischer Tiergeographie verstehe. Daher änderte ich den Titel um in „Tiergeographie auf ökologischer Grundlage“, in bewußter Anlehnung an Schimpers „Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage“, die ja ebenfalls hier in Bonn entstanden ist und die mir stets als Vorbild vorgeschwebt hat. Das geschah nicht ohne Zaudern; denn ich wollte keine falschen Erwartungen erwecken und weiß sehr wohl, daß es ein Wagnis ist, durch den Namen eines Buches den Vergleich mit einem so glänzenden Werk herauszufordern. Aber „ich habs gewagt“.

Zum ersten Male umfaßt eine Darstellung der Tiergeographie in gleichem Maße die Tierwelt des Meeres, der Binnengewässer und des

Landes. Eigentlich ist es eine selbstverständliche Forderung, daß das geschieht. Aber der Stoff, der zu bewältigen ist, wächst damit ganz gewaltig an. Die Ökologie der Meeres- und Süßwassertiere ist ja in den letzten Jahrzehnten mächtig gefördert worden. Die seit der Gründung der Zoologischen Station zu Neapel immer zahlreicher entstandenen biologischen Forschungsstätten am Meere und die großen Expeditionen zur Erforschung marinen Lebens, die von fast allen Kulturnationen ausgesandt worden sind, haben eine kaum zu bewältigende Fülle von Tatsachen zutage gefördert. Auch die Untersuchung des Tierlebens im Süßwasser ist in allen Kulturländern sehr in den Vordergrund getreten. In beiden Fällen wurde die praktische Bedeutung der Forschungsergebnisse für Fischereizwecke zu einer wesentlichen Förderung auch für die theoretische Forschung. So liegt denn auf diesen Gebieten eine Menge von sicheren Ergebnissen vor, und auch an zusammenfassenden Darstellungen fehlt es nicht. Es war nicht leicht, aus dieser Fülle des vorhandenen Tatsachenmaterials in richtiger Auswahl zu schöpfen und dem Ganzen dann eine einheitliche Fassung zu geben; ich bin gefaßt darauf, von den Sachverständigen mancher Unterlassung, ja manchen Irrtums überwiesen zu werden. Immerhin vertraue ich, daß meine Darstellung etwas mehr geworden ist als „ein Ragout aus Anderer Schmaus". Dagegen ist die Ökologie der Lufttiere noch vergleichsweise wenig bearbeitet, und die einzelnen Ergebnisse finden sich in einer gewaltigen Masse systematischer Untersuchungen hier und da verstreut. Sicher ist mir da noch vieles entgangen. Jedenfalls mußte ich hier erstmals einen Weg selbständig bahnen.

Die ökologische Tiergeographie ist eine junge Wissenschaft. Ihre Darstellung kann also nicht ein so harmonisches, abgeklärtes Bild geben, wie das etwa O. Bütschlis klassische „Vorlesungen über vergleichende Anatomie" bieten. Hier sind die grundlegenden Fragen erst einmal im Zusammenhang zu formulieren, damit ein erfolgreiches Weiterarbeiten möglich wird. In solchem Sinne möchte ich dies Buch aufgefaßt wissen. Es legt die Probleme auseinander und bringt sie in eine gewisse Ordnung — doch Lösungen, die voll befriedigen, sind nur erst an verhältnismäßig wenigen Stellen gegeben. Immerhin aber zeigt diese Zusammenstellung, daß für die Fragen der ökologischen Tiergeographie eine exakte Lösung möglich ist, und in welcher Richtung sie durch Beobachtung und Experiment zu suchen ist. So hoffe ich, damit manchen Anstoß zu weiteren Untersuchungen auf diesem Gebiete gegeben zu haben. Der Einzelforschung liegt es ob, die Lücken auszufüllen. Mögen recht viele Forscher die Probleme aufgreifen, mögen vor allem solche, denen Reisen in ferne Länder vergönnt sind, für ihre Fragestellungen hier Anregung schöpfen! Reiseausbeuten in Tierbälgen und Alkoholmaterial haben wir zunächst genug; was uns fehlt, sind Beobachtungen über den Zusammenhang zwischen Tier und Umwelt.

Fast erschrocken bin ich über die Anhäufung von Tiernamen, die sich im Text des Buches findet. Ist es nicht das gleiche, was ich selbst an früheren Tiergeographien getadelt habe, und was K. E. von Baer, der Vater der ökologischen Betrachtung der Tierverbreitung, zu vermeiden sich bemühte? Aber es sind nicht Faunenlisten, in denen die Arten ohne einen anderen als den lokalen Zusammenhang vereinigt werden; die Tierarten sind hier als Beispiele zur Begründung für allgemeinere Feststellungen aufgeführt. Bei der Benennung der Arten wird der Systematiker hier und da auf Fehler stoßen, so sehr ich mich auch bestrebt habe, solche zu vermeiden. Im allgemeinen habe ich Grobbens Bearbeitung des Lehrbuchs der Zoologie von C. Claus (3. Aufl., 1917) zugrunde gelegt, im einzelnen aus anderen Quellen ergänzt, z. B. für die paläarktischen Vögel durch E. Harterts umfassendes Werk. Aber da mir der Einzelstoff aus Werken sehr verschiedener Zeiten, mit sehr verschiedener Benennung mancher Arten, zugeflossen ist, so haben meine Kenntnisse nicht immer ausgereicht, eine einheitliche Benennung zu verbürgen — um so weniger, als ja, trotz aller Reformbestrebungen, die zoologische Namengebung immer noch ein Gebiet voller Gegensätze ist.

Da die Aufführung der lateinischen Namen in vielen Fällen, wo es sich um ganz gewöhnliche Tiere handelt, zu schwülstig wirkt, habe ich nicht selten die Trivialnamen gebraucht und sie nur ab und zu durch Beisetzung des wissenschaftlichen Namens näher präzisiert. Der fremdsprachliche Leser, dem solche Trivialnamen Schwierigkeiten machen sollten, findet im Sachregister Auskunft über die betreffende wissenschaftliche Bezeichnung.

Um den Preis des Buches nicht zu hoch werden zu lassen, habe ich mich mit der Beigabe von Abbildungen in engen Grenzen gehalten. Es konnte ja nicht darauf ankommen, von allen weniger bekannten Tierformen Abbildungen zu geben. Vor allem habe ich danach gestrebt, solche Fälle zu illustrieren, wo das Bild einen Zusammenhang zwischen Tier und Umwelt klar machen konnte. Auch solche Fälle, wo das Tier zu einem wesentlichen Moment im Landschaftsbild wird, sind zum Teil in Abbildungen vorgeführt. Die Zahl solcher Bilder ließe sich mit Leichtigkeit vermehren — vielleicht wird das später einmal möglich sein. Die meisten Vorlagen sind von mir selbst gezeichnet.

Gerade weil vielfach die Einzeltatsachen aus einer so umfangreichen Literatur zusammengesucht werden mußten, habe ich mich bemüht, möglichst eingehende Quellennachweise zu bringen und habe jedem Kapitel ein besonderes Literaturverzeichnis angehängt. Um diese Verzeichnisse nicht zu sehr anschwellen zu lassen, ist für Zeitschriftenaufsätze nur Verfasser und Zeitschrift, womöglich mit Seitenbezeichnung der benutzten Stelle, angegeben, nicht aber der Titel des

betreffenden Aufsatzes, der im übrigen oft ganz ohne Beziehung zu den hier behandelten Gedankengängen ist. Bei selbständig erschienenen, öfter zitierten Werken ist nicht jedesmal das ganze bibliographische Beiwerk angegeben, sondern außer dem Namen des Verfassers nur ein Stichwort, und durch * auf den am Ende des Textes gegebenen Nachweis der Titel verwiesen. Immerhin habe ich bei weitem nicht alle Literatur, aus der ich geschöpft habe, angeben können; das wäre des Zitierens zu viel geworden. Nicht überall konnte ich den primären Quellen nachgehen; ich mußte mich stellenweise auf Zusammenstellungen, Referate und zusammenfassende Werke beziehen — ich habe das Brauchbare eben genommen, wo ich es fand.

Alle Maße und Gewichte sind im metrischen System angegeben; anderslautende Angaben sind umgerechnet worden. Die Temperaturangaben verstehen sich durchweg in Graden des hundertteiligen Thermometers (Celsius); die Bezeichnung C ist meist fortgelassen worden.

Von vielen Seiten habe ich bei der Bearbeitung des Buches Unterstützungen erfahren, durch Auskünfte, Hinweise auf Literatur, Überlassung von Büchern. Ich unterlasse die Aufzählung der Helfer, die nur zu leicht unvollständig bleiben könnte. Allen, die sich um das Zustandekommen des Buches verdient gemacht haben, sage ich herzlichen Dank. Besonders verpflichtet fühle ich mich gegenüber meinem Kollegen Prof. Dr. Walter Voigt, der mir, trotz Überlastung mit eigener Arbeit, in liebenswürdigster Weise beim Lesen der Korrektur behilflich war. Gern ergreife ich die Gelegenheit, dem Verleger, Herrn Gustav Fischer in Jena, für die große Zuvorkommenheit, womit er auf alle meine Wünsche eingegangen ist, meinen ganz besonderen Dank auszusprechen.

Bonn, Ende März 1924.

R. Hesse.

Inhalts-Verzeichnis.

B. Die Verbreitung der Meerestiere.

C. Die Verbreitung der Tiere in den Binnengewässern.

Druckfehler-Verzeichnis.

S. 194, Z. 19 v. o. lies Maldaniden statt Mandaliden.
,, 227, Z. 11 v. o. lies *haimei* statt *haemei*.
,, 247, Z. 7 v. o. lies [22]) statt [20]).
,, 256, Z. 18 v. u. lies [43]) statt [42]).
,, 271, Z. 5 v. u. lies [23]) statt [22]).
,, 283, Z. 20 v. o. lies Brauer statt Braun.
,, 308, Z. 2 v. o. lies [13]) statt [4]).
,, 319, Abb.-Erklärung Z. 4 lies Bitterling statt Ellritze.
,, 343, Abb.-Erklärung zu Abb. 96 lies *Euspongilla* statt *Spongilla*.
,, 390, Z. 2 v. o. lies [24]) statt [1]).
,, 409, Z. 3 v. u. lies [96]) statt [3]).
,, 440, Z. 20 v. u. lies Thüringen statt Thürigen
,, 487, Z. 17 v. o. lies *Simulium* statt *Simulia*.
,, 494, Z. 22 v. u. lies *Leucorhinia* statt *Leucorhina*.
,, 531, Z. 8 v. u. lies Handschin statt Haudschin.
,, 566, Abb.-Erklärung lies *Antroherpon* statt *Anthroerpon*.

A. Die ökologischen Grundlagen der Tierverbreitung.

I. Stellung und Aufgabe der ökologischen Tiergeographie.

Tiergeographie ist die wissenschaftliche Betrachtung der Tierwelt im Lichte der physikalischen Erdkunde. Ihr Gegenstand ist die Verbreitung der Tiere über die Erde und die Bedingtheit der Tiere durch ihren Lebensraum. Dieser Wissenszweig bildet also ebenso ein Glied der Tierkunde wie der physikalischen Erdkunde. Er nimmt damit eine entsprechende Stellung ein wie die Pflanzengeographie, mit der er zur Biogeographie zusammengefaßt wird. Aber die beiden Teile der Biogeographie sind sehr ungleich entwickelt. Die Tiergeographie ruht insofern auf breiterer Grundlage, als alle Tierkreise, von den Protozoen und Cölenteraten bis zu den Wirbeltieren, in die zoogeographischen Betrachtungen einbezogen worden sind, während sich die Pflanzengeographie im allgemeinen mit Untersuchungen über die Verteilung der Blütenpflanzen, höchstens noch der Farne begnügt. Dagegen bildet die Pflanzengeographie schon weit länger den Gegenstand eifrigster Forschungen und ist daher im einzelnen weit gründlicher durchgearbeitet. Bei der Pflanze ist der Zusammenhang mit dem Standort, d. h. mit der Gesamtheit der Umweltfaktoren, weit unmittelbarer und auffälliger als bei dem Tier. Die Fähigkeit der Ortsbewegung macht das Tier unabhängiger; sie setzt es in den Stand, seine Umgebung zeitweilig zu wechseln, Wasser, Nahrung oder Wärme an anderen Orten aufzusuchen. Andererseits erleichtert die Bildung ruhender, gegen schädliche Einflüsse wirksam geschützter, passiv leicht beweglicher Samen den Pflanzen die Überschreitung von Verbreitungsschranken und fördert ihre Ausbreitung, so daß bei ihnen solche Grenzen, wie sie den Tieren durch die historische Entwicklung ihrer Verbreitung gezogen sind, viel weniger deutlich hervortreten. So lagen viele Fragestellungen für den Pflanzengeographen klarer, und damit wurde auch ihre Beantwortung befördert. Der Tiergeograph hat sich manche Probleme erst nach dem Vorbilde des Pflanzengeographen stellen müssen. Die Aufgabe ist für ihn erschwert durch die größere Mannigfaltigkeit der Bedingungen; aber die Beantwortung der Fragen ist darum nicht weniger lockend und lohnend.

Die allmähliche Entwicklung der Tiergeographie läßt verschiedene Forschungsrichtungen unterscheiden, die nicht von vornherein gleichzeitig nebeneinander vorhanden waren, sondern mit fortschreitender Vertiefung dieser Wissenschaft allmählich auftraten. Anfang und Grundlage der Tiergeographie bildet die Anlage von Faunenverzeichnissen, in denen für ein engeres oder weiteres Gebiet die tierische Bevölkerung im ganzen Umfange oder die dort vorkommenden Arten einzelner Tiergruppen festgestellt werden. Das ist die Tätigkeit der aufzeichnenden (registrierenden) Tiergeographie. Das geht Hand in Hand mit der Erforschung der Tierformen und der Sammeltätigkeit überhaupt und erstreckt sich nicht gleichmäßig über alle Tierkreise; Klassen und Ordnungen, die durch Größe oder durch besondere Schönheit, Farbenpracht und Formenfülle ihrer Angehörigen auffallen oder durch Einfachheit der Aufbewahrung die Sammeltätigkeit erleichtern, Säuger und Vögel, Käfer und Schmetterlinge, Schnecken und Muscheln, sind von jeher eingehender gesammelt und bearbeitet worden als etwa Fische, Heuschrecken und Eintagsfliegen, Tintenfische oder Regenwürmer. Die aufzeichnende Tiergeographie liefert durch Feststellung eines reichen Tatsachenmaterials die notwendige Grundlage für jede weitere tiergeographische Arbeit. In dieser Hinsicht sind im Laufe der letzten 80 Jahre ungeheure Fortschritte gemacht worden. Große Forschungsreisen haben aus fernen Ländern und Meeren eine Fülle von Tierformen zusammengebracht, die beschrieben und eingeordnet worden sind. Aber noch ist, besonders für kleinere, unscheinbare Arten die Aufgabe der Aufzeichnung nicht erledigt, und nur von den Kulturländern Europas und Amerikas und von kleineren Bezirken der übrigen Erdteile kann man sagen, daß ihre Fauna einigermaßen gut bekannt ist.

Innerhalb eines größeren Gebietes aber ist die Tierwelt sehr ungleichmäßig verteilt. Je nach Untergrund, Pflanzenbewuchs und Klimabedingungen kann man verschiedene Lebensstätten (Biotope) unterscheiden, deren jede eine bestimmte, in ihrer Zusammensetzung gut gekennzeichnete Tiergemeinschaft (Biocönose oder Assoziation) beherbergt. Die Feststellung der gut charakterisierten Biotope und ihrer Kennzeichen, die Aufzeichnung ihrer Bewohner nach ihrer relativen Häufigkeit, die Ermittelung, ob die Bewohner auf diese Lebensstätte beschränkt sind oder sie doch vor anderen bevorzugen oder in ihr weniger häufig als in anderen vorkommen, sind weitere Aufgaben der aufzeichnenden Tiergeographie, deren befriedigende Lösung noch viel Arbeit erfordern wird.

Wenn bisher von der geographischen Einheit ausgegangen wurde, so kann andererseits auch die zoologische Einheit in den Vordergrund gestellt werden. Es genügt nicht, für ein Land die dort vorkommenden Tierarten festzustellen; es muß auch für die einzelnen Tierarten der Wohnbereich, das Areal, genau umgrenzt werden. Dieser ist bei Arten, die an einem Orte nebeneinander vorkommen, durchaus nicht gleich. In der mittelafrikanischen Steppe z. B. leben Giraffe, Nashorn, Zebra, Antilopen. Die Giraffe ist vom Oranjefluß an bis zum Sambesi verbreitet, scheint aber südlich vom Oranje nicht vorgekommen zu sein;

in Mosambik fehlt sie teilweise und findet sich erst wieder nördlich vom Rovuma, von wo sie ganz bis nach Senegambien reicht. Das Nashorn (*Rhinoceros bicornis*) hat dagegen ursprünglich bis zur Südspitze Afrikas gereicht, erstreckt sich heute aber nicht weiter als bis zum Niger und fehlt in den Haussaländern. Auch das Zebra kam ursprünglich von der Südspitze an vor, ging aber nicht so weit in nordwestlicher Richtung wie das Nashorn. Die Giraffe fehlt im britischen Zentralafrika, während sich das Zebra hier findet. Das Eland (*Oreas canna*) überschreitet die Wasserscheide zwischen Kongo und Sambesi, während die meisten anderen Säuger der Savanne das nicht tun. Der Büffel fehlt im Somaliland, der Löwe in Kamerun[1]). In der Feststellung der Wohnbereiche für die einzelnen Tierarten ist aber noch viel zu tun. Jedoch erst die genaue Kenntnis der Einzelvorkommen macht die Unterlagen für tiergeographische Untersuchungen vollständig.

Die hauptsächlichste Hilfswissenschaft für die aufzeichnende Tiergeographie ist die zoologische Systematik. Ihre Vertiefung hat auch für die Tiergeographie neue Fragestellungen geschaffen. Von größter Wichtigkeit ist die Erkenntnis, daß viele weitverbreitete Tierarten, wie der Wolfsmilchschwärmer (*Celerio euphorbiae*), die Spöke (*Chimaera monstrosa*), die Mauereidechse (*Lacerta muralis*), die Schafstelze (*Motacilla flava*), der Löwe (*Felis leo*), in den verschiedenen Gegenden ihres Wohnbereichs ein verschiedenes Aussehen haben und durch beständige Unterschiede, bei allgemeiner Übereinstimmung in den Grundzügen, eine Trennung in geographische Unterarten gestatten[2]). Diese Unterarten können scharfe Grenzen gegeneinander aufweisen oder durch Übergänge verbunden sein; zuweilen bedarf es des durch Übung geschärften Blickes des Kenners, um sie zu unterscheiden. Die Kenntnis der geringfügigen geographischen Abweichungen ist für die Beurteilung der Umwelteinflüsse von Wichtigkeit. Die Arbeit, die hier von den Systematikern geleistet wird, ist überaus verdienstlich; es ist in dieser Richtung schon viel getan, besonders für Vögel und Säuger. Nur ist zu wünschen, daß durch allgemeine Einführung der trinären Nomenklatur, z. B. *Celerio euphorbiae deserticola, Motacilla flava borealis,* eine einheitliche Bezeichnung und sichere Kennzeichnung dieser geographischen Unterarten als solcher durchgeführt wird, so daß ihre Zugehörigkeit zu einem Formenkreis von vornherein auffällt.

Das von der aufzeichnenden Tiergeographie gelieferte Material muß nun gedanklich verarbeitet werden; es müssen die Gesetzmäßigkeiten, die darin verborgen liegen, herausgestellt, die inneren Zusammenhänge erforscht werden. Bausteine sind freilich notwendig, um das Gebäude einer Wissenschaft damit aufzuführen; aber ein Haufen Baumaterial ist kein Gebäude, und das Bekanntsein mit den grundlegenden Tatsachen keine Erkenntnis. Nur krasse Stoffhuberei kann sich mit dem bloßen Zusammentragen von Tatsachen begnügen. So hat sich der aufzeichnenden die ordnende Tiergeographie angeschlossen, die das von jener beschaffte Material weiter verarbeitet. Die Verarbeitung der Verbreitungstatsachen geschieht nun auf verschiedenen Wegen.

Die vergleichende Tiergeographie sucht die Tiervorkommnisse nach Ähnlichkeiten anzuordnen. Hierbei kann die Vergleichung nach verschiedenen Gesichtspunkten vorgenommen werden. Wie in der vergleichenden Anatomie Homologien oder ererbte Ähnlichkeiten von Analogien oder Anpassungsähnlichkeiten unterschieden werden, so kann man auch von homologen und analogen Tiergruppierungen sprechen. Wenn man verschiedene Tierverzeichnisse vergleicht im Hinblick auf die natürliche Verwandtschaft einander entsprechender Gruppen ihrer Angehörigen, so zeigt sich, daß sich Gruppen zusammenordnen lassen, deren Verbreitung nicht mit der jetzigen geographischen Einteilung der Erde zusammenfällt. Die Tiergruppen des nördlichen Afrika, z. B. Schnecken, Insekten, Vögel, stehen verwandtschaftlich den entsprechenden südeuropäischen Gruppen viel näher als denen des südlich der Sahara gelegenen Afrika; die Tierwelt Südasiens wiederum hat in ihren einzelnen Ordnungen und Familien viel mehr Verwandtschaft mit jener Afrikas südlich der Sahara als mit der Fauna Asiens nördlich vom Himalaya; viele nordamerikanische Tiergruppen, z. B. aus den Reihen der Säuger und Vögel, stehen entsprechenden Gruppen Mittel- und Südamerikas ferner als denen Europas und Nordasiens. Solche homologe Tiergruppierungen beruhen auf innerer Verwandtschaft ihrer Angehörigen, auf einer nach Ort und Zeit gemeinsamen Entwicklung: es sind die Faunenreiche und ihre Unterabteilungen. Innerhalb eines solchen Faunenreichs sind die Bewohner homolog vergleichbar, so z. B. entsprechende Tiergruppen in verschiedenen Teilen von Südamerika: die Saurier, die Dendrocolaptiden, die Nager, mögen sie den Urwald, das Grasland oder die Gebirgshöhen bewohnen, sind untereinander verwandt, also gleicher Herkunft.

Andererseits lassen sich Tiergruppierungen erkennen, die einander in vielen Eigentümlichkeiten äußerlich ähnlich sind, entsprechend der Ähnlichkeit ihrer Umwelt, die aber verwandtschaftlich nicht durch ein engeres Band verknüpft sein müssen. So zeigen die Bewohner des Urwaldes in den verschiedenen Tropenländern, Südamerika, Afrika und Malaiasien, eine ganze Reihe auffälliger Ähnlichkeiten, insbesondere Klettereinrichtungen in Gestalt von Krallen, Haft- und Greifapparaten und Einrichtungen zu Schwebsprüngen. In den Gebirgsbächen aller Erdteile hat die Bewohnerschaft zahlreiche überraschende Ähnlichkeiten in dem Besitz von Haftapparaten. Die Faunen kleiner, in bedeutender Entfernung vom Festland gelegener Inseln weisen zahlreiche Vergleichspunkte in ihrer Zusammensetzung auf, wie Fehlen von echten Süßwasserfischen, Amphibien und Säugern oder Vorkommen zahlreicher eigener (endemischer) Arten. Die Moosrasen sind in den Tropen wie in den Polarländern von einer Gesellschaft von Tieren bewohnt, die alle die Fähigkeit langdauernder Latenz des Lebens besitzen, mögen es Protozoen, Fadenwürmer, Rädertierchen, Copepoden oder Tardigraden sein. Hier sind innerhalb einer ähnlichen Lebensstätte jeweils Lebensgemeinschaften vorhanden, die, analog vergleichbar, in verschiedenen Faunenreichen wiederkehren.

Von der Beachtung solcher Tiergruppierungen, von der Erkenntnis, daß hier vergleichbare Bildungen vorliegen, ist nur ein Schritt zur Frage nach den Ursachen, die diese Gruppierungen in solcher oder anderer geographischer Umgrenzung auftreten lassen oder die die gemeinsamen Eigentümlichkeiten innerhalb gleichartiger Lebensstätten bedingen. Die Antwort auf diese Fragen sucht die kausale Tiergeographie zu geben. Einerseits sucht sie die auffälligen Verschiedenheiten in der Verteilung der Verwandtschaftsgruppen über die Erdoberfläche zu erforschen, andererseits verfolgt sie die Wechselbeziehungen zwischen Lebensstätte und Tierbewohnerschaft. Die Wege dazu sind verschiedene, je nachdem homologe oder analoge Tiergruppierungen vorliegen.

Nahe verwandte Tierarten werden im allgemeinen benachbarte Wohnbereiche haben; denn es ist anzunehmen, daß die Stelle ihrer Entwicklung aus gemeinsamen Ahnen für sie den Ausgangspunkt für die Ausbreitung bildete. So sehen wir ja auch bei verwandten Volksstämmen, daß ihr Wohnbereich im allgemeinen ein zusammenhängender ist. Für die Ausbreitung einer Tierart sind nun zwei Bedingungen gemeinsam maßgebend: die Verbreitungsmittel, über die die Tierart verfügt, und die Schranken, die die Umwelt der Ausbreitung entgegenstellt. Die Verschiedenheit der Verbreitungsmittel in den verschiedenen Verwandtschaftskreisen im Tierreich hat zur Folge, daß die gleichen Ausbreitungsschranken für verschiedene Tierformen ungleich wirksam sind: Schwimmer werden durch das Land, Läufer durch das Wasser, oft auch durch hohe Gebirge in ihrer Ausbreitung beschränkt, Flieger sind den Schranken gegenüber am freiesten. Für alle kann wieder das Klima, der Mangel an passender Nahrung, die Anwesenheit von erfolgreicheren Konkurrenten oder von Feinden ein Ausbreitungshindernis bilden.

Die Verbreitungsmittel bleiben in der Regel durch lange Zeit hindurch unverändert; sie sind so alt wie die großen Abteilungen des Tierreiches, z. B. die Echinodermen, Fische, Insekten, Vögel, innerhalb deren sie ja im allgemeinen gleich sind. Die wichtigsten Ausbreitungsschranken aber ändern sich mit der Beschaffenheit der Erdoberfläche, und das geschieht in viel schnellerem Zeitmaß. Wir wissen, daß sich an vielen Stellen, wo jetzt festes Land ist, in früheren Zeiten Meer befand, daß Flüsse einen anderen Lauf hatten, daß sich hohe Gebirge neu erhoben, daß andere abgetragen wurden, daß gutbewässertes Land dort lag, wo sich jetzt die Wüste erstreckt, daß sich Eismassen lebenzerstörend über vorher bewohnte und jetzt wieder bevölkerte Gegenden ergossen. Wir nehmen mit hoher Wahrscheinlichkeit an, daß Landverbindungen zwischen jetzt getrennten Gebieten, z. B. Nordafrika und Südeuropa, Nordamerika und Eurasien, bestanden. Durch solche Veränderlichkeit der Schranken können vorher zusammenhängende Wohnbereiche verwandter Tierarten getrennt, können auch Gebiete, deren Bewohner einander verwandtschaftlich ferner stehen, vereinigt werden. Je älter eine Verwandtschaftsgruppe des Tierreiches ist, um so zahlreichere Änderungen der Verbreitungsschranken hat sie erlebt,

um so mehr Ausbreitungsmöglichkeiten waren ihr geboten. Die Verwandtschaftsverhältnisse sind das Primäre, sie sind früher als die Abänderungen der Verbreitung.

So versucht die historische (genetische) Tiergeographie die Entstehung der heutigen Tierverbreitung im Laufe der Erdgeschichte zu ergründen; sie verfolgt die Homologien innerhalb der Tierverbreitung. Sie kann dabei von den systematischen Verwandtschaftsgruppen ausgehen und untersuchen, warum z. B. gewisse Verwandtschaftskreise (Pinguine, Kolibris, Monotremen, Lemuren, Gürteltiere) auf ein engeres Gebiet beschränkt sind, warum andere, sonst weit verbreitete, in gewissen engeren Gebieten fehlen (Bären in Afrika, Plazentatiere in Australien) oder weshalb naheverwandte Formen auf weit getrennte Wohnbereiche verteilt sind (Centetiden auf Madagaskar mit *Solenodon* auf Kuba und Haiti, *Peripatus* auf Neu-Seeland, Kapland und Südamerika, *Limulus* auf die Ostküste Nordamerikas und die Molukken). Sie kann aber auch andererseits von der geographischen Einheit ausgehen und, an der Hand der Wohnbereiche der einzelnen, dort vertretenen Verwandtschaftsgruppen, die Fauna dieses Gebietes nach ihrer Zusammensetzung aus Bestandteilen verschiedener Herkunft analysieren; so fanden die Vettern Sarasin[3]) für Celebes, daß hier asiatische und australische Formen übereinander greifen, und daß ein Teil der Bewohner von Java her, andere über die Philippinen, über die Molukken und über Flores, also auf vier verschiedenen, nacheinander in der Vorzeit vorhandenen Straßen zu der Insel gelangt sein dürften.

Die Analogien in der tierischen Bewohnerschaft ähnlicher Lebensstätten finden dagegen ihre Erklärung nicht durch die historische, sondern durch die ökologische Betrachtungsweise. Ökologie ist die Wissenschaft von den Beziehungen der Lebewesen zu ihrer Umwelt, der toten wie der lebenden, die Wissenschaft vom „Haushalt" (οἶκος) der Tiere. Die ökologische Tiergeographie betrachtet die Tiere in ihrer Abhängigkeit von den Bedingungen ihres Lebensgebiets, in ihrem „Angepaßtsein" an ihre Umwelt, ohne Rücksicht auf die geographische Lage dieses Lebensgebiets, mag es in Amerika oder Afrika, auf der Nord- oder auf der Südhalbkugel gelegen sein. Auch diese Betrachtungsweise kann ebenso von der geographischen Einheit wie vom Tier ausgehen. Wenn sie vom Wohnplatz ausgeht, so fragt sie: was für Anforderungen stellen die Lebensbedingungen in einem bestimmten Lebensgebiet, kurz gesagt die jedesmalige Umwelt, an Bau und Lebensweise der tierischen Bewohner, und wie wirken die Umweltfaktoren auswählend auf die Zusammensetzung und umbildend auf Tracht und Lebensführung der Tierbevölkerung ein? Wird aber das Tier zum Ausgangspunkt der Betrachtung genommen, so ist die Fragestellung: welche Besonderheiten in Bau und Lebensweise eines Tieres machen dieses für die Umwelt, in der es lebt, geeignet und ermöglichen ihm einen erfolgreichen Wettbewerb? welche Besonderheiten sind unter der unmittelbaren Einwirkung dieser Umwelt entstanden? welche Eigenschaften verhindern die Verbreitung des Tieres auf andere Lebensgebiete? So wird sich für

die konvergente Umbildung verschiedener Tiere unter ähnlichen Umwelteinflüssen und schließlich für die Ähnlichkeit der Lebensgemeinschaften in ähnlichen Lebensstätten eine Erklärung finden lassen.

Die Ergebnisse der historischen und der ökologischen Tiergeographie ergänzen sich gegenseitig; aber mit der Verschiedenheit ihrer Fragestellung ist auch die Methodik dieser beiden Zweige der kausalen Tiergeographie und die Sicherheit ihrer Aussagen ungleich. Die historische Fragestellung arbeitet in der Hauptsache mit Ereignissen der Vergangenheit, mit der Geschichte der Länder und Meere, früheren Verbindungen und Trennungen von Gebieten, Änderungen des Klimas und weiterhin mit der phylogenetischen Entwicklung des Tierreichs. Wie die Ereignisse der Menschengeschichte wiederholen sich auch die Ereignisse der Erdgeschichte und der tierischen Phylogenese nicht zweimal in identischer Weise und zeigen keinerlei strenge Gesetzmäßigkeit. Vergeblich hat man versucht, kausale Zusammenhänge darin aufzudecken, wie es z. B. Reibisch mit seiner Pendulationstheorie für das Klima, oder Eimer mit seiner Orthogenesis für die Entstehung der Arten wollten. Daher ist auch ein Rückschluß auf solche Ereignisse überaus unsicher, und die Zahl der Fehlschlüsse ganz ungemein groß. Welche Fülle von unvereinbaren Hypothesen über frühere Kontinentalverbindungen aufgestellt worden sind, hat A. Handlirsch[4]) drastisch gezeigt, indem er auf eine Erdkarte die für Kreide- und Tertiärzeit vermuteten Landbrücken gleichzeitig eingetragen hat; es bleibt kaum ein Stückchen Meer übrig, das nicht früher einmal Festland gewesen sein soll. Zu welchen Fehlschlüssen falsche phylogenetische Annahmen führen, legt R. Burckhardt[5]) in einem wichtigen Aufsatz über die polyphyletische Entstehung der großen Laufvögel der Südkontinente dar.

Ganz anders bei der ökologischen Fragestellung. Sie arbeitet mit Zuständen und Geschehnissen der Gegenwart, die der Nachprüfung und Analyse zugänglich sind, nicht mit singulären Ereignissen, sondern mit Vorgängen, die gesetzmäßig ablaufen und sich stets in gleicher Weise wiederholen, wie chemische Reaktionen oder physikalische Experimente. Maßgebend für den Platz, den ein Tier einnehmen kann, ist allerdings seine von den Vorfahren ererbte Organisation. Aber andererseits hat die Umwelt auf die Organisation der Tiere in mäßigem Umfang einen Einfluß; sie wirkt nicht bloß auswählend, sondern auch modifizierend auf die Organismen. Die dabei entstehenden Modifikationen haben nicht selten adaptiven Charakter, d. h. sie erleichtern es dem Tiere, in dieser Umwelt zu leben.

So ist es eine der wichtigsten Aufgaben der ökologischen Tiergeographie, die „Anpassungen" der Tiere an ihre Umwelt zu untersuchen. Das Tier kann den Bedingungen, unter denen es lebt, in verschiedener Weise angepaßt werden: durch somatisches und durch germinogenes Geschehen. Die häufigste und wichtigste Form der Anpassung geschieht auf somatischem Wege, als funktionelle Anpassung. Durch vermehrte Funktion, sei es passive Inanspruchnahme oder aktive Betätigung, wird eine Erhöhung der Leistungsfähigkeit eines Organs

bewirkt, infolge einer wunderbaren Fähigkeit der lebenden Substanz, „zweckmäßig“ zu reagieren. Das sind Vorgänge, die sich unter gleichen Bedingungen zwangsmäßig wiederholen, z. B. die Vergrößerung des Säugerherzens bei vermehrter Tätigkeit, oder die Verdickung der Muschelschale unter dem Einfluß des Wellenschlags, oder die Vergrößerung der Niere bei erhöhtem Ausscheidungsbedürfnis bei Süßwassertieren. Andere somatische Veränderungen, die ebenfalls auf gewisse Umweltreize zwangsmäßig eintreten, sind meist gleichgültig für die Lebensfähigkeit der Tiere, z. B. die Verminderung der Größe von Meerestieren bei abnehmendem Salzgehalt, oder viele Farbveränderungen infolge von gesteigerter oder herabgesetzter Temperatur. Aber zufällig können solche unmittelbar bewirkte Abänderungen für das Tier von Vorteil sein und bedeuten dann ebenfalls Anpassungen, die als koinzidierende, d. h. mit der Wirkung der Umwelteinflüsse zusammenfallende Anpassungen bezeichnet werden sollen. So verliert unter der dürren Glut der Wüste die Färbung der verschiedensten Tiere hier Glanz und Tiefe, wird matt und fahl, und damit werden diese Tiere dem Wüstenboden ähnlicher; so dunkelt durch Kälteeinfluß unmittelbar nach der Verpuppung das Farbenkleid mancher Falter, wodurch bei polaren Arten die Erwärmung des Körpers begünstigt wird; so steigert sich bei dem in Salzseen lebenden Krebschen *Artemia salina* die Größe der Tragfläche des Körpers mit der Abnahme der Dichtigkeit (Tragfähigkeit) der Salzlösung. Das alles sind koinzidierende Anpassungen. — Aber auch durch germinogene Abänderung — dann allerdings durch Ereignis oder, wie gewöhnlich gesagt wird, „zufällig“ — können Tiere neue Eigenschaften bekommen; und das geschieht wohl sehr häufig. Diese „Mutationen“ sind in der Mehrzahl für die Erhaltungsfähigkeit des Tieres bedeutungslos; aber sie können auch manchmal „zweckmäßig“, für das Tier förderlich sein und werden dann durch Selektion bei seinen Nachkommen erhalten und mehr und mehr allgemein gemacht werden.

Besondere Anpassungen sind für die Tiere um so nötiger, je mehr sich die Bedingungen der Umwelt vom Optimum entfernen, zu einem Pejus übergehen und sich dem Pessimum nähern. Deshalb ist das Studium der Anpassungen für das ökologische Verständnis der Tierverbreitung von ganz besonderer Wichtigkeit.

Alles, was hier als Vorgang bezeichnet wurde, ist einer experimentellen Bestätigung und physiologischen Analyse zugänglich. Wir stehen zwar noch ganz in den Anfängen einer experimentellen Ökologie; besonders sind die Zoologen noch weit hinter den Botanikern zurück. Aber es ist nicht zweifelhaft, daß sich dieser Wissenszweig bald reicher entwickeln wird wegen der Fülle schöner Ergebnisse, die er verspricht. Im Laboratorium sind z. B. die Formveränderungen der Daphnien unter dem Einfluß von Ernährung und Temperatur (Woltereck), oder die Umbildung des Salzkrebschens *Artemia salina* mit der Änderung des Salzgehalts des Wassers (Gajewski), oder der Wasserhaushalt der Frösche (Overton) verfolgt. Auch Freilandversuche haben zu mancherlei wichtigen Beobachtungen geführt; so sind in den Bächen der

Insel Rügen Arten von Strudelwürmern ausgesetzt worden, die dort, in Abweichung von ähnlichen Festlandbächen, fehlten (Thienemann), im See von Nemi im Albanergebirge wurde eine dänische Rasse von *Daphnia cucullata* angesiedelt (Woltereck), in neu angelegte Teiche wurden bestimmte Rassen von Peridineen (List) oder Anodonten (Clessin) verpflanzt zur Beobachtung der eintretenden Abänderungen. Viel häufiger noch sind die unfreiwilligen Experimente, deren Ergebnisse ein Licht auf gewisse Fragen der ökologischen Tierverbreitung werfen: so die Einsetzung von Felchen in den Laacher See (Eifel) und ihre Umwandlung zu einer neuen Unterart, *Coregonus fera s. benedicti* (Thienemann), die Verpflanzung des englischen Fuchses nach Australien, der Bisamratte *(Fiber zibethicus)* nach Europa und sehr zahlreiche andere. Die Möglichkeit, die Fragen der ökologischen Tiergeographie experimentell anzugreifen, gibt den Antworten, die dabei gefunden werden, einen hohen Grad von Sicherheit, ganz im Gegensatz zu der Unsicherheit in den Aussagen der historischen Tiergeographie.

Das Ziel, das sich die historische Tiergeographie steckt, ist ohne Zweifel hoch und erstrebenswert. Es ist ja ein wunderbares Ding, wenn man durch Analyse der Homologien in der Tierverbreitung die Ereignisse fernster Vergangenheit ermitteln kann. In dem Bemühen, „die Besiedlungsgeschichte der Festländer und Inseln zu ergründen, Wanderstraßen und Wanderursachen der Lebewesen in vergangenen Erdepochen zu erforschen“, wird die historische Tiergeographie zu einer wichtigen Hilfswissenschaft der Geologie[6]). Das hat ihr in den Augen vieler Forscher eine hohe Einschätzung eingetragen, besonders in dem halben Jahrhundert nach Darwins „Entstehung der Arten“, als das Studium der Homologien in der Zoologie alle anderen Forschungsrichtungen überwucherte und zurückdrängte; in der historischen Betrachtungsweise sah man damals die Krönung der Tiergeographie. Daher ist die historische Tiergeographie eifrig ausgebaut worden und zeigt heute eine schöne Reihe wohlbegründeter und zusammenhängender Ergebnisse. Nach keiner Richtung aber auch wurde in der Tiergeographie mehr gesündigt als hier, durch ungenügend begründete und leichtfertige Hypothesen. Die Unterlagen sind häufig gering, die geologischen Urkunden versagen, die Fehlerquellen sind sehr groß; besteht doch über viele der grundlegendsten Fragen, z. B. Vergänglichkeit oder Dauer der Festländer und Weltmeere, noch keine Einigkeit.

Dagegen trägt die ökologische Tiergeographie die Keime zu einer wahrhaft kausalen Wissenschaft in sich. Obgleich sie noch in den Anfängen steht, kommt sie doch schon zur Auffindung von Gesetzmäßigkeiten, wie die Anwendung des Gesetzes vom Minimum auf die Erscheinungen der Tierverbreitung (vgl. S. 17), und zu Regelmäßigkeiten, wie die Bergmannsche Regel (Kap. XX) oder die Abhängigkeit des Herzgewichts bei den Homöothermen vom Klima. Weitere eifrige Forschung wird ihr schnell ein ähnliches Aufblühen bringen, wie es die ältere Schwester, die ökologische Pflanzengeographie, in den letzten 30 Jahren schon erfahren hat.

Literatur.

1) M. C. Engell, Petermanns Mitt. Ergänzungsheft 171, S. 2f. — 2) *E. Hartert, Vögel, S. IV—VI. A. Reichenow, Verh. 5. Intern. Orn.Cgr. Berlin 1900, S. 910—914. — 3) *Materialien III. — 4) S.B. Ak. Wiss. Wien, m. n. Kl. 122[1], S. 116. — 5) Zool.Jb. Syst. 15, S. 1—38. — 6) *P. und F. Sarasin, Materialien I, S. V.

II. Die Grundbedingungen tierischen Lebens.

Dank ihrer starken Vermehrung bevölkern die Lebewesen alle Plätze der Erdoberfläche, die ihnen Lebensmöglichkeit und Zugang bieten. Wenn nun auch das tierische Leben auf der Erdoberfläche sehr weit verbreitet ist, so ist doch seine Fülle und Mannigfaltigkeit nach Zeit und Ort je nach den vorliegenden Bedingungen wechselnd. Ja es gibt Stellen, wo überhaupt kein Tierleben vorhanden, also wohl auch nicht möglich ist: das Tote Meer trägt seinen Namen mit Recht; in seinem an gelösten Salzen so überaus reichen Wasser (25%) vermag kein Tier zu bestehen; ebenso sind die mit Schwefelwasserstoff erfüllten Tiefen des Schwarzen Meeres ohne Tierleben; in kohlensäurereichen Quellen vermißt man Tiere; in Fumarolen, inmitten der Eiswüsten nahe den Polen, in der Tiefe reinen Sandbodens sucht man vergeblich nach Tieren.

Eine bestimmte Stoff- und Energiezufuhr, die innerhalb gewisser Grenzen schwanken kann, ist für das Bestehen von Leben notwendig. Für den Aufbau lebender Substanz, also für Wachstum und Fortpflanzung, und für die Bestreitung stofflicher Ausgaben zum Betrieb der Körpermaschine und zur Sekreterzeugung sind die Stoffe notwendig, die als Nährstoffe bezeichnet werden. Für das Tier sind das in erster Linie organische Stoffe pflanzlicher oder tierischer Herkunft, da es solche nicht selbst aus anorganischen Bestandteilen aufbauen kann, wie es die Pflanze tut. Dann bedarf der Tierkörper bestimmter Salze, die ihm K, Na, Ca zuführen und die oft unabhängig von der organischen Nahrung aufgenommen werden. Die organischen Nährstoffe bringen auch große Mengen gebundener Energie mit, die im Tierkörper freigemacht wird; am ausgiebigsten wird die so gebundene Energiemenge ausgenutzt, wenn noch Sauerstoff (O_2) hinzutritt, der wegen seines eigenen Reichtums an gebundener Energie wichtig ist. Die Freimachung der gebundenen Energie geschieht auf dem Wege chemischer Umsetzungen, und da solche sich nur an gelösten Stoffen abspielen („Corpora non agunt nisi soluta“), ist das Wasser als Lösungsmittel unentbehrlich. Schließlich wird dem Tier freie Energie in Gestalt von Licht und Wärme auch unmittelbar zugeführt.

Wasser ist für die Lebewesen unbedingt notwendig und kann ihnen nicht dauernd entzogen werden, ohne sie zu schädigen und

schließlich zu vernichten. Das Protoplasma ist mit Wasser durchsetzt und stellt bei Entzug von Wasser seine Funktionen ein. Zwar können manche Tiere mit außerordentlich wenig Wasser auskommen und sind gegen Austrocknung überaus widerstandsfähig. Mehlwürmer (Larven des Käfers *Tenebrio molitor*) konnten in bei 105° getrockneter Kleie über 3 Wochen lebend gehalten werden, einige überlebten die 4. Woche; die überlebenden enthielten 65 % Wasser, während die Tiere vor dem Versuch nur 61,5 % Wasser aufwiesen[1]); man hat zu der Annahme gegriffen, daß sie auf chemischem Wege bei der Umsetzung der Nahrung Wasser gewinnen. Bärtierchen (Tardigraden), Rädertierchen (Rotatorien) und Nematoden bleiben trotz langdauernder Austrocknung durch Sonnenbestrahlung lebensfähig und leben bei erneuter Wasserzufuhr auf (Kap. XVIII).

Für genügende Flüssigkeit ist am sichersten gesorgt bei den Lebewesen, die das Wasser bewohnen. Das Wasser, das sich auf der Erdoberfläche sammelt, ist ja nur selten nahezu chemisch rein; gewöhnlich enthält es mehr oder weniger große Mengen von Na-, Ca-, Mg-, K- und anderen Salzen gelöst. Die Fähigkeit des Wassers, manche Mineralstoffe aufzulösen, ist eine der Grundbedingungen für die Entstehung organischer, zunächst pflanzlicher Substanz. Aber auch Tiere entnehmen dem Wasser unmittelbar manche Salze; Larven von Kalkschwämmen (Maas) oder Seeigeln (Herbst) können in kalkfreiem Seewasser kein Skelett bilden. Reines Wasser muß für die Lebewesen dadurch schädlich werden, daß es in die Zellen eindiffundiert und die im Protoplasma enthaltenden Salzlösungen über das erträgliche Maß verdünnt.

Als umgebendes Medium ist also für die Tiere solches Wasser am zuträglichsten, das Salze gerade in einer derartigen Menge enthält, daß keinerlei osmotische Strömungen zwischen ihm und dem Organismus auftreten, also Wasser von der gleichen osmotischen Spannung wie die des Protoplasmas. Diesen Bedingungen entspricht am besten das Meerwasser, das Sir J. Murray[2]) als die angemessene Umgebung (more congenial medium) für die Entwicklung der Lebewesen bezeichnet. Die Untersuchungen von L. Frédericq[3]) u. a. haben gezeigt, daß das Meerwasser mit der inneren Flüssigkeit der im Meere lebenden wirbellosen Tiere isotonisch ist, während dies für das Süßwasser in bezug auf seine Bewohner nicht gilt. So bietet also das Meer seinen Bewohnern die günstigsten Lebensbedingungen. Die beste Erklärung dafür ist die, daß das Leben überhaupt im Meere entstanden ist. Das Meer wäre danach die Urheimat des Lebens, und alles Leben, pflanzliches und tierisches, das außerhalb des Meeres besteht, hätte sich erst im Laufe der Zeiten aus Lebewesen des Meeres entwickelt und vom Meere frei gemacht. Dafür spricht vor allem die Tatsache, daß im Meere Vertreter aller Tierkreise vorhanden sind, während im Süßwasser und in der Luft ganze große Tiergruppen völlig fehlen und es keinen Tierkreis gibt, der diesen Lebensbezirken eigentümlich wäre. Der Umstand, daß in allen älteren versteinerungsführenden geologischen Ablagerungen nur Meerestiere gefunden sind, läßt sich auch dadurch er-

klären, daß Süßwasserablagerungen aus jenen Zeiten nicht erhalten sind, wie sie ja überhaupt viel seltener vorkommen.

Im übrigen sind die Wassertiere meist nicht auf eine ganz bestimmte Salzsättigung des Wassers angewiesen, sondern können oft in Wasser von verschiedenem Salzgehalt vorkommen. Der Spielraum der vertragenen Schwankungen des Salzgehalts ist sehr verschieden; während manche Tiere schon durch verhältnismäßig geringe Änderung im Salzgehalt beeinträchtigt werden (z. B. Riffkorallen, Amphibien), können andere sehr erhebliche Schwankungen aushalten (z. B. *Nereis diversicolor*, der Flohkrebs *Niphargus* — in der Loosequelle bei Salzuflen in Wasser von 8,7 % Salzgehalt[4]) — Lachs, Stichling). Jene nennt man stenohalin (στενός eng, ἅλς Salz), diese euryhalin (εὐρύς weit).

Auch Lufttiere können des Wassers nicht ganz entbehren, und manche kommen nur in Luft mit großem Feuchtigkeitsgehalt vor, während andere an sehr trockene Luft gebunden sind; solche Tierarten mit geringem Spielraum für das Schwanken der Luftfeuchtigkeit kann man stenohygre nennen. Ihnen stehen solche Tierarten als euryhygre gegenüber, die größere Schwankungen der Luftfeuchtigkeit vertragen können. Stenohygre feuchtigkeitsliebende Tiere sind die luftlebenden Würmer und die meisten Schnecken, die Amphibien und die Büffel; ein stenohygres trockenliebendes Tier ist das Kamel. Euryhygre Tiere sind z. B. viele Insekten, Vögel und Säuger.

Die Temperaturgrenzen, innerhalb deren aktives tierisches Leben möglich ist, sind nicht sehr weit. Die untere Grenze ist ohne weiteres mit Notwendigkeit durch die Temperatur gegeben, wo die Körperflüssigkeit gefriert, also einige Grade unter dem Gefrierpunkt reinen Wassers. Die Körperflüssigkeit ist eine Salzlösung, deren Gefrierpunkt mit der Erhöhung der Konzentration sinkt; da beim Gefrieren die gelösten Salze ausgeschieden werden, wird der Rest der Flüssigkeit nur noch salzreicher, und der Gefrierpunkt sinkt noch weiter. Die obere Grenze liegt für die meisten Lebensvorgänge zwischen 40° und 50° C; wahrscheinlich erleiden bei dieser Temperatur die in Lösung befindlichen Eiweißstoffe Zustandsänderungen, die ein weiteres Funktionieren unmöglich machen. Die Wirkung der beiden Grenztemperaturen ist wesentlich verschieden: sind die Lebensvorgänge durch hohe Temperatur zum Stillstand gekommen, so kehrt bei erneutem Sinken der Temperatur die Lebensfähigkeit oft nicht mehr zurück, sie ist zerstört; der durch niedere Temperatur eingetretene Stillstand dagegen kann bei erneutem Steigen der Temperatur vielfach wieder behoben werden. Daher können viele Tiere in Gegenden wohnen, wo sie durch niedere Temperaturen zeitweise lahmgelegt werden.

Die obere Temperaturgrenze wird hauptsächlich in warmen Quellen erreicht und überschritten. Sie liegt für Protozoen um 50° C — das Wimperinfusor *Cyclidium glaucoma* wurde noch bei + 51° gefunden —, für Metazoen etwa bei 45°. Die Schnecke *Paludestrina aponensis* kommt in den Thermen von Abano bei 46° C vor, *Limnaea peregra*

var. geisericola lebt in Island in so heißem Wasser, „daß man eben die Hand darin halten konnte"[5]); Saussure fand Aale in dem Becken von Aix bei 46°, ja *Leuciscus thermalis* soll in den Quellen von Trincomalie bei 50° leben.

Für die einzelnen Arten liegen jedoch die Temperaturgrenzen meist nicht so weit auseinander; der Spielraum wechselt für verschiedene Arten, bleibt aber innerhalb derselben Art im allgemeinen gleich. Zwischen den beiden Grenzwerten, meist dem oberen genähert, liegt eine Temperatur, die für das Gedeihen der Art am zuträglichsten ist. Das sind die drei Kardinalpunkte der Temperatur: das Maximum, Minimum und Optimum (J. Sachs). Die Lage des Optimum kann für verschiedene Arten sehr verschieden sein; für die Entwicklung des Forelleneies liegt es zwischen 1° und 4° C (Max. 12—15°), für Karpfeneier bei 14—20°, für Froscheier bei 22° (Max. 30°; Min. nahe 0°), für das Hühnerei bei 38—39°. Wenn die Grenzwerte für eine Tierart weit auseinanderliegen, nennt man die Art eurytherm, wenn sie nahe benachbart sind, stenotherm. Stenotherme Tiere können wiederum wärmeliebend oder kälteliebend sein. Beispiele eurythermer Tiere sind: der Strudelwurm *Planaria gonocephala* (Grenzwerte + 0,5° und > 24°), die Auster (— 2° und + 20°), *Limnaea truncatula*, die bei uns einige Vorliebe für kalte Quellen zeigt, dabei in Thermalquellen der Pyrenäen bei 40° lebt, das Krebschen *Cyclops fimbriatus*, das im hohen Norden ebenso wie in den Tropen gefunden wird, der Potwal (*Physeter*), der in allen Meeren vorkommt, oder die katzenartigen Raubtiere, wie der Puma, der von Kanada bis Patagonien verbreitet ist, oder der Tiger, der in den heißen Dschungeln Indiens ebenso wie in den zentralasiatischen Gebirgen bis 4000 m Meereshöhe im Sommer lebt und nördlich bis Irkutsk, 53° n. Br., vordringt. Stenotherm wärmeliebend sind u. a. die Riffkorallen, die nur bei Temperaturen über 20° gedeihen, der Krebs *Copilia mirabilis* (zwischen 23° und 29°), die Salpen, die Termiten, der Karpfen, der zum Laichen mindestens 18° braucht, die meisten Reptilien. Als stenotherm kälteliebend seien genannt: der Süßwasserstrudelwurm *Planaria alpina* mit nur 10° Temperaturspielraum, die Angehörigen der Schneckengattung *Vitrina*, das Quellschneckchen *Bythinella dunkeri* [bei 2—3° erstarrt, über 12° träge, gegen 20° sehr empfindlich, bei 35° tot[6])], die Bachperlmuschel *Margaritana margaritifera*, das Krebschen *Calanus finmarchicus*, Forellen und Felchen, der Kolkrabe, der Wal *Balaena borealis*, die Steinböcke und Lamas.

Steigerung der Temperatur bis zu einem gewissen Grade wirkt fördernd auf die Lebenstätigkeit eines Tieres ein, weil die chemischen Reaktionen, auf denen das Freiwerden der Lebensenergie beruht, durch Temperaturzunahme beschleunigt werden[7]). Für das Tier gilt in weitem Umfange die van't Hoffsche Regel oder RGT-Regel (Reaktionsgeschwindigkeit-Temperatur-Regel), daß die Geschwindigkeit der meisten chemischen Reaktionen, bei gewöhnlicher Temperatur, durch eine Temperaturerhöhung um 10° ungefähr verdoppelt bis verdreifacht wird. Besonders auffällig ist das für die jüngeren Entwicklungs-

stufen, namentlich für den Ablauf der Embryonalentwicklung. So nimmt bei den Eiern der Seeigel *Sphaerechinus* und *Echinus* die Schnelligkeit der Entwicklung zwischen 2,5° und 25° für je 10° um das 2 ½ fache zu[8]); für den Dorsch (*Gadus callarias*) gilt folgende Tabelle [nach Darnevig][9]):

Temperatur in Zentigraden	— 1°	+ 3°	4°	5°	6°	8°	10°	12°	14°
Entwicklungsdauer in Tagen	42	23	20,5	17,5	15,5	12,75	10,5	9,7	8,5.

Die Eier des Herings entwickeln sich bei + 0,5° und + 16° gleich günstig, brauchen aber bei der niederen Temperatur 40—50, bei der hohen 6—8 Tage. Die Eier des Rädertierchens *Notomma* schlüpfen bei 15° nach 4 Tagen, bei 28° nach 2 Tagen aus. Ähnliches gilt für die Vermehrungsgeschwindigkeit bei Protozoen: *Paramaecium aurelia* teilt sich bei 14—16° einmal, bei 18—20° zweimal in 24 Stunden; *Dileptus* teilt sich bei 25° dreimal so häufig als bei 19°, und bei 12° sinkt die Vermehrung schnell herab[10]). Ebenso wirkt die Wärme auf die ungeschlechtliche Vermehrung des kleinen Borstenwurms *Chaetogaster diaphanus*; er teilt sich bei 20—22° einmal, bei 26—28° zweimal in 48 Stunden. Auch die Dauer der Puppenruhe bei Insekten unterliegt dieser Regel; nach Krogh braucht der Mehlkäfer (*Tenebrio molitor*) von der Verpuppung bis zum Ausschlüpfen

bei	13,5°	17°	21°	27°	33°
Stunden	1116	593	320	172	134

Auch die Intensität des tierischen Stoffwechsels, wie sie an O_2-Verbrauch und CO_2-Abgabe gemessen wird, nimmt bei steigender Temperatur nach Maßgabe der RGT-Regel zu. Die Mehlwurmpuppe verbraucht bei 15° 104 cm³, bei 25° 300 cm³, bei 32,5° 529 cm³ O_2 für Kilogramm und Stunde; der Karpfen verbraucht bei 9° 661 cm³, bei 18,2° 1692 cm³ O_2 für Kilogramm und Tag.

Im Gegensatz zu den grünen Pflanzen sind die Tiere nicht unmittelbar vom Licht abhängig. Viele Tiere bringen den größten Teil ihres Lebens, ja ihr ganzes Leben in Dunkelheit zu, so die Höhlenbewohner oder die Tiere in großen Meerestiefen, wo ja schon in 1500 m Tiefe eine photographische Platte trotz stundenlanger Exposition unverändert bleibt. Es sind darunter nicht etwa nur einfach gebaute Formen aus wenigen Gruppen; auch Arthropoden, Mollusken und von den Wirbeltieren manche Arten Fische und Amphibien gehören zu den Dunkeltieren. Ja, daß auch die höchsten Formen, die gewöhnlich im Genuß des Sonnenlichts leben, dieses wohl entbehren können, zeigt das Beispiel der Bergwerkspferde, die viele Jahre durch beständig in unterirdischen dunklen Ställen gehalten werden. Aber das gilt nicht allgemein. Froscheier z. B. kommen bei Abschluß von Tageslicht nicht zu normaler Entwicklung. Daß zu große Lichtfülle auf die tierischen Gewebe nicht selten schädlich wirkt, lehren die Erfahrungen über schlimme Folgen starker elektrischer Beleuchtung für die Haut des Menschen. Dagegen kann Pigmentablagerung an der Oberfläche wirksamen Schutz bieten; darin liegt die Bedeutung der düsteren Farben

der Tiere in der Höhe der Gebirge, wo die Sonnenbestrahlung kräftiger ist als in der Ebene.

Sauerstoff ist für das Leben von größter Wichtigkeit. Ein Leben ohne O_2 ist zwar für manche Tiere möglich, indem sie durch fermentative Zersetzung der reichlich verfügbaren Nahrung genügende Energiemengen freimachen können; aber außer Binnenschmarotzern sind es nur wenige Tiere (manche Lumbriciden und Fliegenlarven), die zu solcher Lebensweise fähig sind. Die Anaërobiose kommt daher für die Tierverbreitung kaum in Betracht. O_2 ist nahezu überall vorhanden, aber in der Luft viel reichlicher als im Wasser, eine Tatsache, die für das Verständnis der Unterschiede zwischen Wasser- und Lufttieren von Wichtigkeit ist. Stellen, wo O_2 spärlich ist oder ganz fehlt, kommen im Wasser bisweilen vor. In den Tiefen des Schwarzen Meeres und mancher, durch eine Barre abgeschlossener norwegischer Fjorde hat die reichliche Entwicklung von H_2S allen O_2 gebunden; in mittleren Tiefen der Tropenmeere, wo die Vertikalzirkulation sehr schwach ist, herrscht große Armut an O_2. Manche Süßwasserseen sind im Sommer in der Tiefe ohne O_2. In Flüssen wird unterhalb von großen Städten durch die Fäulnisvorgänge in den Abwässern ebenfalls aller O_2 verbraucht; die Themse, die oberhalb Londons 7,4 cm^3 O_2 in 1 l gelöst enthält, hat unterhalb der Stadt nur noch 0,25 cm^3. An solchen Stellen vermögen nur wenige Tierformen auszuhalten, die ihr Sauerstoffbedürfnis herabsetzen können: euroxybionte Tiere. Die meisten Tiere aber sind stenoxybiont, haben ein großes O_2-Bedürfnis mit geringem Spielraum. Das gilt für alle Lufttiere. Für solche kann nur an ganz wenigen Stellen O_2-Mangel auftreten. Fumarolen z. B., wo der Erde reichlich CO_2 entströmt, die durch ihre größere Dichte die atmosphärische Luft vom Boden verdrängt, z. B. die Grotta del Cane bei Pozzuoli, sind dem tierischen Leben verschlossen. An den Mofetten am Ostufer des Laacher Sees (Eifel) findet man nicht selten die Leichen kleiner Vögel und Säuger (Finken, Mäuse), die bei der Nahrungssuche in die CO_2-Atmosphäre hineingeraten und verendet sind.

Schließlich ist eine genügende Menge organischer Nahrung ein unumgängliches Bedürfnis für die Bewohnbarkeit eines Gebietes durch Tiere. Die Nahrungsmenge ist in erster Linie entscheidend für die Wohndichte, d. h. für die Menge der in einem Lebensgebiet vorhandenen Individuen. So geben im Englischen Kanal Jahre mit reicher Zooplankton-Entwicklung auch einen reichen Makrelenfang [Bullen[11])]; der Anbau von Kohl, Blumenkohl, Rüben u. a. in Neu-Seeland hatte eine beunruhigende Zunahme in der Zahl der einheimischen Insekten zur Folge[12]); in Mäusejahren sammeln sich Bussarde und Eulen in den befallenen Gegenden; größere Raubtierarten können auf kleinen Inseln nicht leben, da sie dort in größerer Anzahl nicht genügend Beute finden.

Manche Tierarten sind in ihrer Nahrung wenig wählerisch und haben einen großen Speisezettel; sie sind euryphag („omnivor"); als Beispiele seien die Wanderheuschrecken, oder die Raupen der *Orgyia-* und *Ocneria*-Arten, oder die Raben genannt. Andere sind Spezialisten und haben nur geringe Auswahl, sie sind stenophag, ja selbst mo-

nophag; hierher gehören die Raupen vieler Schmetterlinge, wie des an *Sedum*-Arten gebundenen Apollofalters (*Parnassius apollo*) oder des Oleanderschwärmers (*Sphinx nerii*), oder die Ameisen- und Termitenfresser wie *Myrmecophaga* oder *Manis*. So wirkt Stenophagie beschränkend auf die Verbreitung, Euryphagie förderlich. Der Nußhäher (*Nucifraga caryocatactes*) ist in Sibirien an das Vorkommen der Zirbelkiefer (*Pinus cembra*) gebunden; der überaus euryphage Kolkrabe (*Corvus corax*) kommt vom Pol bis fast zum Äquator vor. Die Verbreitung und Häufigkeit des Seeigels *Strongylocentrotus droebachiensis* fällt im Barentsmeer mit der Verbreitung und Häufigkeit der Hydroiden zusammen, die seine bevorzugte Nahrung bilden [Mielck][13]. Der Wolfsmilchschwärmer (*Deilephila euphorbiae*) würde eine viel größere Verbreitung haben, wenn sich seine Raupe nicht so streng an eine Pflanzengattung hielte; der Falter kam in Göttingen nicht vor, stellte sich aber sofort ein, als im botanischen Garten *Euphorbia* gepflanzt wurde[14]. Die sehr euryphage *Helix aspersa* konnte wegen dieser Eigentümlichkeit dem Menschen fast über die ganze Erde folgen, und die weite Verbreitung der meisten Raubtiere hängt mit ihrer Euryphagie zusammen.

Da den Tieren die Fähigkeit abgeht, organische Stoffe, insonderheit Eiweiß, aus anorganischen aufzubauen, sind sie alle in letzter Linie von den assimilierenden Pflanzen abhängig. Freilich sind manche Pflanzen gegen Tierfraß geschützt. Gefäßkryptogamen, wie Moose und Farne, sind nur wenig als Nahrung begehrt; ganz wenige Schnecken und einige Insekten werden an ihnen getroffen, und wenige Vögel gehen in der Not an sie. Die Raupe von *Macrothylacia rubi* benagt zeitweise Moos[15]; die neuseeländischen Janellen (Nacktschnecken) haben Farnkrautschuppen im Magen[16]; die Larve der Blattwespe *Tenthredo cingulata* frißt Farnblätter und kann an Adlerfarn (*Pteris*) sogar Kahlfraß verursachen[17], und auch sonst sind einige solche Ausnahmen bekannt. Hauptsächlich mit Farnen bewachsene Inseln, wie Ascension sind daher auffällig tierarm. Aber im allgemeinen finden alle Pflanzen Liebhaber unter den Tieren und bilden, im Wasser wie in der Luft, die Grundlage für die tierische Ernährung. Somit sind auch die Fleischfresser mittelbar auf die Pflanzenwelt angewiesen; der Löwe, der ein Kalb frißt, ist ebenso ein Kostgänger der Pflanzenwelt wie der Floh, der das Blut des Löwen saugt. Immerhin genügt es, wenn abgestorbene organische Stoffe an dem Wohnplatz des Tieres zu finden sind. Das Tier ist in seiner Verbreitung nicht auf die Stellen beschränkt, wo grüne Pflanzen gedeihen; in Höhlen, im Erdboden, im Grundwasser, in der Tiefe des Meeres kann tierisches Leben unter Umständen reichlich vorkommen, wenn nur organische Stoffe, die ja in letzter Linie stets pflanzlicher Herkunft sind, dorthin gelangen können.

Die Möglichkeit des Lebens ist also nicht starr an unveränderliche Werte der Bedingungsfaktoren gebunden, sondern es besteht für jeden einzelnen Faktor ein gewisser Spielraum, der zwischen einem oberen und einem unteren Grenzwert liegt. Die Weite des Spielraums (Amplitude) der Lebensbedingungen, innerhalb deren eine Tierart zu gedeihen

vermag, möge als die ökologische Valenz der Art bezeichnet werden. Wenn bei einer Tierart für möglichst viele Einzelfaktoren die beiden Grenzwerte weit auseinanderliegen, so möge die Art euryök heißen; liegen die Grenzwerte für viele Einzelfaktoren nahe beieinander, so heiße die Art stenök*). Jene haben eine große, diese eine geringe ökologische Valenz. Euryök ist z. B. *Limnaea truncatula*, die zugleich eurytherm und euryhalin ist, oder der Tiger, der eurytherm und euryphag ist. Stenök ist dagegen der Oleanderschwärmer (*Sphinx nerii*) als stenothermes und stenophages Tier. Euryöke Tierarten können naturgemäß weitverbreitet, eurytop sein; sie werden im extremen Falle als Ubiquisten bezeichnet. Dagegen sind stenöke Arten Spezialisten und kommen nicht in vielen Lebensstätten vor; damit ist durchaus vereinbar, daß sie auf der ganzen Erde überall dort vorkommen, wo die ihnen zusagende Lebensstätte mit allen entsprechenden Bedingungen ausgebildet ist, wie das Salzkrebschen *Artemia salina* in stark salzhaltigen Binnengewässern.

Die Grundbedingungen des Lebens wirken zusammen bestimmend auf die Verbreitung der Tiere ein; aber die entscheidende Bedeutung für die Verbreitung liegt bei denen, die am meisten dem Wechsel unterliegen. Licht und Sauerstoff fehlen nur an verhältnismäßig wenigen Stellen, dagegen schwankt der Betrag von Temperatur, Feuchtigkeit und Nahrung in viel höherem Maße, und diese Faktoren liefern daher die wichtigsten Ursachen für die Verschiedenheit der Tierverbreitung. J. v. Liebig hatte für das Pflanzenwachstum gefunden, daß beim Zusammenwirken der Nährstoffe derjenige die Entwicklung der Pflanzen begrenzt, der in der geringsten Menge vertreten ist; das ist sein „Gesetz vom Minimum“. Man kann diesen Satz sinngemäß für die Einwirkung der Umwelt auf die Tiere derart erweitern, daß man sagt: unter den vorhandenen Lebensfaktoren begrenzt jener die Existenz einer Tierart, der für sie „am knappsten“ ist, oder: die Auswahl der Tierarten in einem Lebensgebiet wird durch jenen Lebensfaktor der Umwelt bestimmt, der sich am meisten dem Pessimum nähert. Je mehr sich auch nur ein Faktor dem Pessimum nähert, um so geringer ist die Zahl der Tierarten, die in dem betreffenden Lebensraum vorkommen. In einem Salzteich mag genügend O_2, günstige Temperatur, reiche Nahrung vorhanden sein — der hohe Salzgehalt gestattet doch nur die Anwesenheit weniger euryhaliner Tiere —, oder ein verschmutztes Gewässer mag eine Überfülle von Nahrung enthalten und günstig temperiert sein, die geringe O_2-Menge regelt die Zusammensetzung der Tierwelt derart, daß nur euroxybionte Arten, z. B. einige Protozoen und der Schlammwurm *Tubifex*, dort leben.

Aber noch in anderem Sinne kann man ein gesetzmäßiges Eingreifen der ökologischen Valenz in die Verbreitung der Tiere, entsprechend dem Gesetz vom Minimum, erkennen. Das dauernde Vorkommen einer Tierart in einem Lebensraum hängt von jener Entwicklungsstufe des Tieres ab, die die geringste ökologische Valenz

*) Die Ausdrücke sind hier also anders gebraucht als bei O. Maas, *Erg.Plankt.-Exp. 2, Kc, S. 39.

hat, am meisten stenök ist. So kann sich der blonde Mensch in den Tropen nicht durch Generationen halten, weil die Kinder von einem bestimmten Alter an dem Klima erliegen; oder der Hummer (*Astacus homarus*) kann an der norwegischen Westküste die Breite der Lofoten nach Norden nicht überschreiten, obgleich sowohl Eier und Furchungsstadien als auch erwachsene Tiere durch niedere Temperatur nicht geschädigt werden, weil die postembryonale Entwicklung der Larven einer durchschnittlichen Temperatur von 15—16° C bedarf, wie sie sich in der boreoarktischen Region nicht findet[18]).

Literatur.

1) O. Berger, Arch. ges. Physiol. 118, S. 607—611. — 2) Intern. Rev. Hydrob. 1, S. 10ff. — 3) Arch. biol. 20, S. 709—737. — 4) A. Thienemann, Intern. Rev. Hydrob. Biol. Suppl. IV, S. 12. — 5) Sikes, Journ. Conchol. 14. — 6) A. Bregenzer, Zool.Jb. An. 39, S. 277. — 7) A. Kanitz, Temperatur und Lebensvorgänge. Berlin 1915. — 8) F. Peters, A. f. Entw.-Mech. 20, S. 130—154. — 9) J. Reibisch, Wiss. Meeresunters. N. F. 6, S. 215—231. — 10) R. Hertwig, Biol. Cbl. 23, S. 57f. — 11) *Steuer, Planktonkunde, S. 678. — 12) *Hutton and Drummond, N.Zealand, S. 26. — 13) L. Scheuring, Wiss. Meeresunters. N. F. 13 (Helg.), S. 155. — 14) A. Seitz, Zool.Jb. Syst. 5, S. 283. — 15) *Seitz, Großschmett. 1², S. 148. — 16) *Simroth, Landtiere, S. 421. — 17) *Judeich und Nitsche, Forstinsektenkde 1, S. 654. — 18) A. Appellöf, Verh. 8. Intern. Zool.Kgr. Graz, S. 307.

III. Die Bedeutung der Auslese für die Tierverbreitung.

Die Grundbedingungen für das Gedeihen tierischen Lebens sind an verschiedenen Stellen der Erdoberfläche sehr verschieden günstig. Die günstigsten Lebensbedingungen nach jeder Richtung bietet für die Tierwelt das flache Küstengebiet der tropischen Meere. Dort, wo das umgebende Wasser im Salzgehalt nur ganz geringem Wechsel unterliegt, eine nahezu gleichbleibende Temperatur von etwa 25° besitzt, bei einer jährlichen Schwankung von nur 2,3°, wo vom Lande her reichlich Nährstoffe zugeführt werden, gedeiht eine Tierwelt, wie sie formen- und farbenreicher sonst nirgends getroffen wird. Alle Baupläne finden sich in diesem Meere vertreten; keinerlei widrige Verhältnisse verlangen hier besondere Anpassungen; ein üppiges Wachstum mit reicher Neigung zum Variieren läßt die höchste Mannigfaltigkeit entstehen. Diese optimalen Bedingungen für das tierische Leben lassen sich mit denen vergleichen, wie sie auf der höchsten Stufe tierischer Organisation, bei den Vögeln und Säugern, den Embryonen dargeboten werden, die im bebrüteten Ei bzw. im Uterus bei konstanter günstigster Temperatur, in einer isotonischen Umgebung, bei müheloser, adäquater Ernährung heranwachsen.

Wo aber die Lebensbedingungen von solchem Optimum abweichen, wo sie nach dem einen oder anderen Extrem hin in einen ungünstigeren Zustand, ein Pejus, und schließlich in einen Grenzzustand, ein Pessimum, übergehen, da tritt uns Verarmung an Organisationstypen und Abnahme an Mannigfaltigkeit entgegen. Es ist nicht jeder Bauplan geeignet, solche Abweichungen zu ertragen oder sich in Anpassung an sie umzugestalten; nicht jede Tierart ist plastisch genug, um durch solche Anpassungen die ungünstigeren Bedingungen zu kompensieren. So werden manche Tierformen ganz ausfallen, andere werden weniger gut gedeihen und weniger zu Variabilität und Artspaltung neigen; jedenfalls wird die Artenzahl geringer unter dem Druck der Verhältnisse, die dringend Anpassung verlangen.

Solche Anpassungen an gleiche Umweltsbedingungen werden im allgemeinen nicht viele verschiedene Wege einschlagen können; sie werden eine gewisse Gleichartigkeit bewirken, sie werden gemeinsame Züge in die Bewohnerschaft der gleichen Lebensgebiete hineintragen. Freilich kann auch die unmittelbare Einwirkung der Bedingungen auf die Organismen solche gemeinsamen Züge hervorrufen. So hat Erniedrigung der Temperatur bei vielen Arten eine Verdüsterung der Färbung, Abwesenheit von Licht bei dem Höhlenbewohner einen Schwund der Augen und meist auch Pigmentschwund und daher Weißfärbung zur Folge. Die Umgebung im Pejus und Pessimum zwingt den Bewohnern gemeinsame Züge auf; der Zusammenhang zwischen der Beschaffenheit des Wohnplatzes und dem Aussehen der Bewohner wird auffälliger.

Im Meere werden Veränderungen der Bewohnerschaft hauptsächlich durch Abnahme der Temperatur bewirkt, wie sie in der Richtung gegen die Pole und bei zunehmender Tiefe eintritt; in beiden Fällen ergibt sich eine Abnahme der Mannigfaltigkeit. Gegenüber den schrankenlos variierenden Warmwasserformen zeigen die arktischen Arten von Planktontieren eine gewisse Beständigkeit der Charaktere; „das kalte Wasser scheint einer Neigung zur Bildung von Varietäten wenig förderlich zu sein“[1]). Während an den Hawaiischen Inseln 90 Arten Riffkorallen vorkommen[2]), finden sich an den Bermuda-Inseln, der Nordgrenze ihres Vorkommens, nur 10 Arten Madreporarien. Die Familien der Seescheiden (Ascidien) erreichen allgemein in den Tropen ihre höchste Gattungszahl[3]); die Verteilung der 109 Gattungen und der Arten zeigt die Tabelle:

	Gattungen				Arten			
arktisch . .	34,	davon	2 (5,9 %)	eigen;	103,	davon	61 (59,2 %)	eigen.
subarktisch	60,	„	10 (16,6 %)	„ ;	432,	„	352 (81,4 %)	„
tropisch . .	71,	„	21 (29,6 %)	„ ;	635,	„	563 (88,6 %)	„
subantarkt.	49,	„	7 (14,3 %)	„ ;	219,	„	173 (79,0 %)	„
antarktisch	22,	„	3 (13,6 %)	„ ;	42,	„	36 (86,0 %)	„

Die geringe Zahl der eigenen Gattungen in Arktis und Antarktis bei großer Zahl der eigenen Arten spricht für die starke Wirksamkeit

der Auslese; die Zahl der Organisationstypen, die sich anpassen können, ist verhältnismäßig gering. In ähnlicher Weise finden sich von Copepoden im Atlantik innerhalb der

Temperaturgrenzen	27,5°—20,3°	34	Arten
„	19,6°—11,4°	19	„
„	11,1°— 0°	8	„ [4])

unter den Meeresfischen, die im Flachwasser der Küstengebiete leben, gibt es nur wenige Familien, die zwischen den Wendekreisen fehlen, dagegen eine ganze Anzahl, die auf die Tropen und Subtropen beschränkt sind, und eine noch größere Zahl solcher, die ihre Vertreter vorwiegend oder ausschließlich in den Tropen haben. Bleeker beziffert die Zahl der bei Amboina gefundenen Fischarten auf 780, fast ebenso viele, wie in allen Meeren und Flüssen Europas zusammen. Die Abnahme der Tierarten nach der Tiefe zeigte sich in der Verteilung der Ausbeute des „Challenger"; es stammen

	aus Tiefen von						
	0—183 m	183—915 m	915—1829 m	1829—2744 m	2744—3658 m	3658—4573 m	über 4573 m
Tierarten	4400	2050	710	600	500	340	235 [5])

Aber nicht nur die Abnahme der Temperatur bewirkt eine solche Verarmung, sondern jegliche Art der Abweichung vom Optimum. Eine solche, die besonders wirksam das Leben der Meeresbewohner beeinflußt, ist die Zu- und Abnahme des Salzgehaltes im Meerwasser. Wenn diese Abweichungen groß werden, müssen sie große Anforderungen an die Anpassungsfähigkeit der betroffenen Tiere stellen; entweder muß das Tier gegen osmotische Veränderungen im Salzgehalt der Körperflüssigkeit geschützt sein durch Undurchlässigkeit seiner Oberfläche, oder es muß imstande sein, die zu große Salz- bzw. Wassermenge aus seiner Körperflüssigkeit durch die Exkretionsorgane zu entfernen. Kaum irgendwo springt diese Auslese deutlicher in die Augen als in den Salzgärten (Salinen), in denen zur Gewinnung von Kochsalz das Meerwasser, durch Eindunstung in flachen Becken, mit Salz angereichert wird. In den Salzgärten von Bourg de Batz (Loire-Inférieure) beherbergen die Zuleitungsgräben mit nahezu normalem Meerwasser 2 Nemertinen, 4 Muscheln, 9 Schnecken, 6 Anneliden, 1 Krabbe, 9 Amphipoden und Isopoden; in den Vorteichen finden sich 3 Strudelwürmer, 3 Muscheln, 7 Schnecken, 6 Anneliden, 1 Krabbe, 1 Garnele, 7 Amphipoden und Isopoden; die Zisternen (7—8° Baumé Salzgehalt) enthalten 1 Strudelwurm, 2 Anneliden, 1 Krabbe, 1 Isopoden und 1 Amphipoden; in den Verdunstungsbassins (17—18° B) ist nur noch der Strudelwurm und 1 Ringelwurm übrig geblieben; die Salzbeete endlich (bis zu 27° B) werden von dem typischen Salzkrebschen *Artemia salina* bewohnt. Man sieht mit zunehmendem Salzgehalt die Artenzahl der Bewohner ständig abnehmen, durch fortschreitende Aus-

lese der widerstandsfähigsten (euryhalinsten) Formen[6]. Dem völligen Ausfall einer Art geht dabei häufig die Bildung von Kümmerformen voraus, so bei *Cardium edule*, bei *Macrostoma hystrix*, ein deutliches Kränkeln bei dem Ringelwurm *Nereis diversicolor*. Auch die so ausschließlich an hohen Salzgehalt des Wassers angepaßte *Artemia* zeigt Größenabnahme und Verkümmerungserscheinungen, je mehr sich für sie der Salzgehalt dem Grenzwert nähert. Ähnliches läßt sich überall beobachten, wo der Salzgehalt des Wassers steigt, in den Salzsümpfen und -seen abflußloser Gebiete: mit Zunahme des Salzgehaltes ständige Abnahme der Artenzahl der Tiere, bis schließlich völliger Mangel an tierischen Bewohnern eintritt, wie im Toten Meer mit seinem 23,7 % Salzgehalt.

Ähnliche Erscheinungen hat die Verminderung des Salzgehaltes im Meerwasser zur Folge. Ein schönes Beispiel bietet die Ostsee. Der Salzgehalt nimmt vom Kattegat bis zur Beltsee im Oberflächenwasser von 3—0,8 % ab, um schließlich im Bottnischen Meerbusen bis 0,4 und 0,3 % zu sinken (vgl. Karte am Schluß von Kap. XV). Das wirkt auf die Tierwelt auswählend und umformend ein. Alle marinen Fische, Krebse, Mollusken und nahezu alle Ringelwürmer sind mehr oder weniger veränderte Formen bestimmter Arten des nordatlantischen Meeres. Die Veränderung in der Artenzahl zeigt folgende Zusammenstellung[7]:

	Meeresfische	Süßwasserfische	Ascidien	Muscheln	Vorderkiemer	Hinterkiemer	Zehnfüß. Krebse	Flohkrebse
Kattegat . . .		—	20	88	85		55	113
Kieler Bucht . .	75	—	5	23	17	23	9	18
Ostseebecken . .	40	6	—	6	3	2	2	11
Bottnischer Busen	23	20	—	4	1	—	—	5

Die Fische der Ostsee unterscheiden sich von denen des Nordatlantik durch geringere Größe; ihr Rumpf ist höher, die Bewaffnung des Körpers mit Stacheln und ähnlichen Hautbildungen schwächlicher[8]. So wird *Cottus scorpius* in der östlichen Ostsee 19—27 cm lang, im Eismeer gewöhnlich 38—43 cm; der Dorsch (*Gadus callarias*) erreicht in der Ostsee nur ein Gewicht von 1—3 kg, im Eismeer dagegen 5—20 kg[9]. Das gilt auch für andere Formen; die Miesmuschel (*Mytilus edulis*) erreicht in der Kieler Bucht ein Höchstmaß von 110 mm, im Ostseebecken über 50 mm, im Finnischen Meerbusen 27 mm, im Bottnischen Meerbusen 21 mm; die Herzmuschel (*Cardium edule*) mißt bei Kiel bis 44 mm, im Bottnischen Meerbusen nur 18 mm; das Krebschen *Mysis mixta* wird im Atlantik 30 mm, in der Ostsee 22 mm lang; die Qualle *Aurelia aurita* erreicht im Bottnischen Meerbusen nur 6 cm Durchmesser gegen 10—40 cm im offenen Meere.

Dem entspricht eine noch gesteigerte Verarmung der Tierwelt im Süßwasser gegenüber dem Meere. Die Bewohner des Süßwassers sind ja nur zum Teil unmittelbar aus dem Meere dorthin eingewandert; alle jene, die atmosphärische Luft veratmen, sind sekundäre Bewohner

des Süßwassers und dorthin auf dem Umwege über das Luftleben gelangt, also alle Insekten, Spinnentiere und Lungenschnecken des Süßwassers. Dann bleibt neben den Süßwasserfischen eine verschwindend kleine Zahl von primären Süßwassertieren übrig: ganz wenige Cnidarier und ein paar Schwammgattungen, eine Anzahl Strudelwürmer und nicht viele Ringelwürmer, einige Moostierchen, die wenigen Gattungen von Muscheln und Kiemenschnecken. Nur Protozoen, vor allem Wimperinfusorien (Ciliaten), Rädertiere und Fische haben hier günstige Bedingungen gefunden. Immerhin bleiben die Süßwasserfische in ihrer Artenzahl gegenüber den Küstenfischen des Meeres erheblich zurück. Günther[10]) schätzt 2286 gegen 3587 Arten; die Zahlen sind jetzt weit überholt, ihr Verhältnis aber trifft noch annähernd zu.

Daß das Leben im Süßwasser gegenüber dem im Meere weniger günstige Bedingungen bietet, zeigen die Maifische (*Alosa*) der oberitalienischen Seen. Sie sind in den Tessiner Seen in zwei Formen vertreten, die von den Fischern als Cheppia und Agon unterschieden werden. Die Cheppia (*Alosa finta*) ist ein Wanderfisch, der nur zum Laichen zu den Seen aufsteigt und sonst im Meere lebt; sie ist die Stammform; der Agon (*A. finta* var. *lacustris*), hat sich dauernd im Süßwasser ansässig gemacht und bildet eine Abart. Die Cheppia erreicht 45 cm Länge, der Agon im Durchschnitt nur 25 cm[11]).

Wiederum sind hier die Lebensbedingungen bei dem Temperaturoptimum von 30° am günstigsten. Von Günthers 2286 Arten von Süßwasserfischen z. B. kommen 1552 Arten, also mehr als $^2/_3$, auf die Tropen. Noch deutlicher wird das durch Vergleichung der Fischfauna gleichgroßer Flüsse der Tropen und kälterer Gegenden: der Ganges mit dem Brahmaputra, die 1,75 Millionen km² entwässern, hat 170, der Mackenzie mit 1,5 Millionen km² Stromgebiet hat etwa 23 Fischarten; der Indus enthält 113, der Saskatchewan 22 Arten bei je 1 Million km² Stromgebiet; dem Nil mit 101 Fischarten steht der Ob mit 45 Arten bei je 3 Millionen km² Stromgebiet gegenüber.

Wie ein Sinken der Temperatur, so hat im Süßwasser auch deren Steigerung über das Optimum hinaus eine Verarmung zur Folge. In den Thermen Oberitaliens fand Issel[12]) bis 40° den kleinen Ringelwurm *Aeolosoma*, bis 42° einige Schnecken, Muschelkrebse und Nematoden, als widerstandsfähigstes Metazoon bis 45° das Rädertierchen *Philodina roseola* und einige kleine Schwimmkäfer (*Laccobius sellae*, *Hydroscapha gyrinoides*, *Bidessus thermalis*), diese allerdings sekundäre Wassertiere; 50—52° erreichen Zwergstücke des Wimperinfusors *Nassula elegans* (27 μ, sonst bis 200 μ) und wenige *Amoeba limax* von geringen Ausmaßen (12—15 μ Durchmesser), bis 54° geht der Rhizopode *Hyalodiscus*.

Auch Beimischungen des Wassers, wie CO_2, Humussäuren, H_2S, Eisenoxydul u. a., verlangen besondere Anpassungen und üben damit eine Auslese aus. In Moorgewässern, die an Humussäure reich sind, können nur wenige Fische unbeeinträchtigt leben, wie Stichling, Schlammpeizger und Schleie (*Gasterosteus*, *Cobitis*, *Tinca*); dagegen sind sie für Karpfen und Karausche (*Cyprinus carpio*, *Carassius*) ungünstig, noch

mehr für Hecht und Forelle (*Esox, Salmo*). Rädertiere dagegen gedeihen gut darin; von 186 Rotatorienarten Galiziens kommen 110 auch in Moorgewässern vor. Beimischung von H_2S zum Wasser, wie im Ritomsee (Kanton Tessin), wirkt vermindernd auf die Artenzahl der Bewohner. Sehr eisenhaltige Seen in Neu-Caledonien werden von einer „durch die eiserne Not verkümmerten Tierwelt bewohnt, winzige Krebse, kleine Schnecken und Würmer“ [13]).

Verarmt ist auch die Tierwelt des festen Landes gegenüber der des Meeres, freilich nur in bestimmtem Sinne: nicht an Zahl der Arten und Gattungen, auch nicht an Massenhaftigkeit des Auftretens bei manchen Formen, sicher nicht an Lebensfülle. Die Zahl der Arten luftbewohnender Tiere übertrifft die der Wassertiere bei weitem. Beträgt doch die Zahl der Insektenarten, die ja in ihrer überwiegenden Zahl Luftbewohner sind, $^2/_3$ von der Gesamtheit der bekannten lebenden Tierarten (nach Möbius 280000:420000); dazu kommen noch Tausendfüßer und Spinnentiere, eine Anzahl Landkrustazeen und zahlreiche Landschnecken, und dann Reptilien, Vögel und Säuger, so daß man wohl behaupten darf, daß $^4/_5$ aller lebenden Tierarten Luftbewohner sind. Und doch ist die Tierwelt des Landes verarmt, an Formenfülle, an Bauplänen, an Mannigfaltigkeit der Gestalten und der Lebensmöglichkeiten. Von den größeren Tierkreisen, in die man das Tierreich einteilt, fehlt im Meere keiner; dagegen sind Coelenteraten, Stachelhäuter und Manteltiere vom Luftleben ganz ausgeschlossen, von den Tierklassen eine noch viel größere Zahl. Im Meere fehlen von Tierklassen nur die Tausendfüßer und die Amphibien. Die Unterschiede zwischen den 175250 Käferarten oder den 60000 Schmetterlingsarten verschwinden völlig gegenüber der überraschenden Mannigfaltigkeit der 3000—4000 Arten von Coelenteraten oder Stachelhäutern; ja die gesamten Insekten mit 385000 Arten [14]) zeigen bei weitem nicht so große Unterschiede im Bau und der äußeren Erscheinungsweise wie allein die Nesseltiere mit ihren Hydroidpolypen, Quallen, Seerosen, Korallen, Alcyonien usf.

Für die Lufttiere gilt wiederum die gleiche Erscheinung, daß ihr Gedeihen sichtlich gefördert wird durch genügend Luftfeuchtigkeit und beständige Wärme mit Licht und Nahrungsfülle, wie sie sich z. B. in den Lichtungen der tropischen Urwälder finden, etwa am unteren Amazonenstrom oder in Neu-Guinea. Abnahme von Feuchtigkeit und Wärme, und besonders Wechsel von Feuchtigkeit und Trockenheit, hoher und niederer Temperatur erfordern auch hier immer neue Anpassungen und schließen alle Tierarten, die darüber nicht verfügen, von den betreffenden Lebensgebieten aus. Je mehr sich die Lebensbedingungen den Grenzwerten nähern, im Hochgebirge und gegen die Pole, in Steppen und Wüsten, um so spärlicher wird die Tierwelt. Die Insektenwelt Indiens zählt 29700 Arten [15]), die Grönlands, das allerdings nur halb so groß ist, 437 Arten [16]). Wenn wir im Gebirge aufwärts steigen, nimmt die Zahl der Tierarten und oft auch die Größe der von der Ebene bis zum Gipfel vorkommenden Arten beständig ab. In den Tropen und Subtropen ist das Durchschnittsmaß der Lufttier-

arten (mit Ausnahme der Eigenwarmen: Kap. XX) nennenswert größer als in den gemäßigten und kalten Gegenden; riesige Formen kommen dort sowohl in alten wie in jüngeren Tiergruppen vor; das gilt für Insekten, Tausendfüßer und Spinnentiere, für Schnecken, für Amphibien und besonders für Reptilien[17]) — wie ja auch die Insektenfauna des Oberkarbons unter ähnlichen Verhältnissen eine Riesenfauna ist —. In den Höhlen ist bei dem Mangel an Licht und pflanzlicher Nahrung und bei der verhältnismäßig niedrigen Temperatur nur eine ärmliche, art- und stückarme Lebewelt fleisch- und pilzfressender Lufttiere von geringer Größe übriggeblieben.

Diese Auslese ist nicht so zu verstehen, daß bestimmte Formen in gleicher Beschaffenheit, wie sie unter optimalen Bedingungen leben, auch unter weniger günstigen Verhältnissen vorkommen, dank ihrer besonderen Widerstandsfähigkeit, wenn auch als Abarten oder Kümmerformen. An manchen Stellen ist das in der Tat der Fall. Meist aber sind die Bewohner der „Fehlhalden“ (Pejus-Gebiete) durch Anpassung in ihrer inneren Konstitution und oft auch in der äußeren Erscheinung so verändert, daß sie andere Arten, ja sogar andere Gattungen und Familien bilden. Der Einfluß der äußeren Bedingungen ist für die Umbildung der Tiere äußerst wirksam. Freilich geht dieser Einfluß nicht so weit, daß er auch die Entstehung der verschiedenen Organisationstypen (Tierkreise) verursacht und bedingt hätte. Diese sind vielmehr hervorgegangen aus dem Wettbewerb um die Ausbildung maximaler Lebensleistungen. Sie sind ja alle im Meere entstanden, wo die Lebensbedingungen in viel engeren Grenzen wechseln als in den verschiedenen Lebensräumen des Luftlebens. Auch die drei Tierkreise, denen die Lufttiere angehören, Mollusken, Arthropoden und Wirbeltiere, sind ja schon im Meere vorhanden. Aber je mannigfacher die Bedingungen sind, um so wechselnder sind die verschiedenen Anpassungen im einzelnen, um so zahlreicher sind die Arten. So zeigen z. B. die Küstenheringe, infolge der stark wechselnden physikalischen Bedingungen ihrer besonderen Aufenthaltsorte, eine größere Variabilität als die Seeheringe, die sich außerhalb der Laichzeit im offenen Meere aufhalten. So ist die Tierwelt von Afrika südlich der Sahara bei der vergleichsweise großen Eintönigkeit der physikalischen Verhältnisse nicht so mannigfaltig, als man es für ein so großes Gebiet annehmen sollte. Andererseits zeichnet sich z. B. Formosa mit seinem hohen, von N nach S verlaufenden, bis 4000 m ansteigenden Achsengebirge, mit seinen bewaldeten Berghängen und Schluchten und seinen Küstenebenen durch eine ungewöhnliche Mannigfaltigkeit tropischen und gemäßigten Klimas und ein auch nach Artenzahl reich entwickeltes Tierleben aus; es hat nach Wallace[18]) fast ebenso viele Vogel- (128 : 165) und Säugerarten (35 : 40) wie Japan.

Aber gerade die Notwendigkeit ganz bestimmter Anpassungen wirkt bei der Auslese wie ein Sieb von ganz bestimmter Maschenweite: es läßt nur mehr oder weniger gleichartige Formen durch. So kommt es zu gemeinsamen Zügen bei den unter gleichen Bedingungen zusammenlebenden Tieren, die um so auffälliger sind,

je mehr die Bedingungen sich den Grenzwerten nähern, je strenger also die Auslese ist. So sind gemeinsame Besonderheiten bei den Bewohnern vergänglicher Tümpel oder bei Wüsten- oder Polartieren am auffälligsten; für Tiere großer Wasserbecken oder für Lufttiere gemäßigter Breiten sind sie viel schwerer aufzufinden; dort aber, wo optimale Lebensbedingungen herrschen, im Tropenmeer, treten Gemeinsamkeiten mehr und mehr zurück, und die Anpassungen beschränken sich auf besondere Lebensverhältnisse, wie Schwebevorrichtungen bei Planktontieren, Haftorgane bei Bewohnern umbrandeter Felsen und dgl.

Durch die erörterten Beziehungen, die den verschiedenen Formenreichtum innerhalb der einzelnen Lebensräume bedingen, findet noch ein interessantes Wechselverhältnis seine Erklärung. Dort, wo die Menge der verschieden gebauten Lebewesen größer ist, wird der Kampf ums Dasein zwischen den einzelnen Tierarten viel heftiger sein als an Stellen, wo die Fauna ärmer ist an Vertretern verschiedener Baupläne. Denn dort wird sich bei dem Streben zum gleichen Ziel ein viel schärferer Wettbewerb entwickeln; die Möglichkeiten, dem Mitbewerber den Rang abzulaufen, sind ja viel zahlreicher. Dort müssen sich ja auch die Beutetiere gegen Feinde von vielerlei Art sichern, und wer der Charybdis entgeht, verfällt der Scylla. Wo jedoch der Kampf zwischen den tierischen Konkurrenten infolge der Verarmung der Tierwelt, also der Abnahme verschieden organisierter Bewerber nachläßt, wie im Süßwasser, in den Steppen oder den Polargegenden, da wird der Kampf mit den Gewalten der unbelebten Natur um so herber. Aber gerade jener Milderung des Kampfes zwischen den Lebewesen in Gegenden der Verarmung haben wir es vielleicht zuzuschreiben, daß sich an solchen Stellen manche Formen halten konnten, die anderswo der Konkurrenz hatten weichen müssen. So überleben die letzten Vertreter der altertümlichen Petromyzonten und Dipnoër im Süßwasser; das gleiche gilt für die Reste der Ganoiden, die zum Teil ganz im Süßwasser leben, zum Teil sich wenigstens zur Ablage ihrer Eier dorthin begeben, wie die Störe. Von den Knochenfischen haben sich, im Kampf mit den jüngeren Stachelflossern (Acanthopterygiern), die Weichflosser (Physostomen und Anacanthinen) überall im Pejus halten können, im Norden, in der Tiefsee und besonders im süßen Wasser (hier vier Fünftel aller Physostomen-Arten).

Wenn wir zuweilen sahen, daß das Ausharren an äußerst ungünstigen, den Grenzwerten nahen Bedingungen bei manchen Tierarten eine Verkümmerung, ein Kränkeln hervorruft, so bei *Nereis diversicolor* in den Salinen, bei manchen Protozoen in heißen Quellen, so sind das immerhin Ausnahmen. Im allgemeinen wird durch die Anpassung an die Verhältnisse der Umgebung bewirkt, daß ein Tier dort auch gedeiht, daß das, was für andere Tiere ungünstige Bedingungen sind, für die angepaßte Art zur zusagenden, ja selbst notwendigen Umgebung wird, aus der sie ohne Schädigung nicht wieder heraus kann, wie die niedere Temperatur für stenotherm kälteliebende Arten, z. B. *Planaria alpina* oder die Forelle. Freilich gibt es auch umfassendere

(euryöke) Anpassungen, die durch erhöhte Widerstandsfähigkeit des Körpers zustande kommen, wie Eurythermie, Euryhalinie; *Nereis diversicolor* z. B. ist nicht nur in sehr salzigem, sondern auch in fast ausgesüßtem Wasser lebensfähig, *Limnaea truncatula* kommt nicht bloß in kalten Quellen und in Gletscherbächen, sondern auch in Thermen vor

Wie aber auch die Anpassung an das Pejus erreicht sein mag, so ist doch hier, wegen der geringen Artenzahl, der Vermehrung einer Art keine Schranke gesetzt durch den Nahrungsmitbewerb vieler anderer Arten, und wenn in der Tat genügend Nahrung vorhanden ist, kann die Stückzahl dieser wenigen angepaßten Arten ungeheuer ansteigen. So kommt es, daß in nahrungsreichen Gebieten, von denen das eine auch sonst optimale Lebensbedingungen, das andere dagegen übrigens ungünstige Bedingungen hat, die Stückzahl der einzelnen Arten im umgekehrten Verhältnis steht zu der vorhandenen Artenzahl. Wenige Arten, von geringerer Körpergröße als im Meere, aber in enormer Individuenzahl auf kleinem Raume, das ist die Signatur der niederen Tierwelt des Brackwassers[19]). Ein intensiv und rationell bewirtschafteter Fischteich, der jährlich trockengelegt, umgepflügt, gedüngt und von großen Pflanzen befreit wird, ist an Artenzahl arm und für den Forscher unergiebig, für den ein vernachlässigter Teich eine reiche Fundgrube an Arten bildet; für den Praktiker ist diese Unergiebigkeit ohne Nachteil, denn der großen Artenarmut steht eine ungeheure Stückzahl an Flagellatenkolonien, Rotatorien, Cladoceren und Cyclopiden gegenüber. In den Salzseen, die von *Artemia salina* bewohnt werden, ist dieses Krebschen oft das einzige größere Tier, vielleicht neben kleinen Zweiflüglerlarven; aber die Zahl der Einzelstücke ist oft so groß, daß das Wasser wie ein Brei von dichtgedrängten Tieren erscheint. — In den Tropen gestattet die Gunst der Bedingungen eine fast unbegrenzte Artbildung, aber die Stücke der Arten sind meist nicht häufig. So sammelte Bates[20]) im Urwald von Pará (Brasilien) an 2 Tagen 46 Stück Tagfalter von 39 Arten und 37 Tagfalter von 33 Arten, von denen wieder 27 von denen des vorigen Tages verschieden waren; Wallace[21]) fing in Borneo in einer Nacht 158 Stück Nachtschmetterlinge, die zu 120 verschiedenen Arten gehörten; Koningsberger[22]) sagt, daß man in Java auf den Blumen und Stauden des Kulturlandes leichter von 100 Spinnenarten je ein Stück als von einer Art 100 Stück sammeln könne; Whitehead[23]) sah wohlbekannte Vögel Borneos nie in Mengen und erhielt von vielen nur ein Stück, die Fülle der Arten aber ist so groß, daß Borneo mit 580 Vogelarten fast ebenso artenreich ist wie das 13mal so große Europa (658). Man vergleiche die unendliche Stückzahl des Bison, der als hauptsächlicher Kostgänger die Prärien Nordamerikas beherrschte, mit der großen Zahl von Antilopenarten auf den südafrikanischen Grasfluren, deren jede dafür in beschränkterer Zahl auftritt. Reptilien, die sich an pflanzliche Nahrung angepaßt haben, sind nicht zahlreich; aber auf den Galapagos-Inseln, wo sie nicht unter dem Wettbewerb pflanzenfressender Säuger leiden, waren bei Darwins Besuch die wenigen Arten in erstaunlichen Stückzahlen vorhanden: „diese Inseln sind nicht

so merkwürdig wegen der Zahl der Reptilienarten, wie wegen der Zahl der Individuen; wenn wir uns der tüchtig ausgetretenen, von den Tausenden kolossaler Schildkröten gemachten Wege ....., der großen Gehege der auf dem Lande lebenden *Conolophus* und der zahlreichen Gruppen der sich auf den Felsen aller Inseln wärmenden marinen Art (*Amblyrhynchus*) erinnern, so müssen wir zugeben, daß es wohl keinen anderen Teil der Welt gibt, wo diese Ordnung die pflanzenfressenden Säugetiere in so außerordentlicher Weise vertritt" [24]). Die Beispiele ließen sich noch beliebig mehren. Wohlverstanden aber ist mit geringer Artenzahl nicht immer notwendig große Stückzahl verbunden, sondern nur unter der Voraussetzung günstiger Ernährungsverhältnisse. So ist die Artzahl der Tagschmetterlinge in Neu-Seeland gering (10), ohne daß die Einzelarten besonders häufig wären, und in vielen Höhlen ist ebenso die Arten- wie die Stückzahl der Bewohner sehr beschränkt.

Literatur.

1) *Chun, arkt. und antarkt. Plankton, S. 36. — **2)** T. W. Vaughan, U. S. Nat. Mus. Bull. 59, S. 11—21. — **3)** R. Hartmeyer bei *Bronn, Kl. u. O. 3, Suppl., S. 1498ff. — **4)** P. T. Cleve, Öfv. Vetensk. Ak. Förh. 1900, Nr. 2, S. 139—144. — **5)** John Murray, C. R. 3. Congr. Int. Zool. Leyde, S. 106. — **6)** G. Ferronière, Bull. Soc. Sc. Nat. Ouest France 11, S. 55—75. — **7)** K. Brandt, Verh. D. Zool. Ges. 1897, S. 10—34. — **8)** *Möbius und Heincke, Fische der Ostsee. — **9)** A. J. Malmgren, A. f. Natg. 30[1], S. 259ff. — **10)** *Ichthyologie, S. 141 und 174. — **11)** *Fatio, Vertébrés 5, S. 46ff. — **12)** Int. Rev. Hydrob. 1, S. 29—35 und 3, S. 178ff. — **13)** F. Sarasin, Zeitschr. Ges. f. Erdkunde 1913, S. 596. — **14)** A. Handlirsch, Die fossilen Insekten. Leipzig 1906. S. 1182. — **15)** H. Maxwell-Lefroy, Indian Insect Life. Calcutta 1909, S. 15. — **16)** *Henriksen und Lundbeck, Groenlds Landarthropoder. — **17)** A. Handlirsch, Verh. Zool.-bot. Ges. Wien 60, S. (160)—(185). — **18)** *Island Life, S. 372. — **19)** *Möbius und Heincke, Ostseefische, S. 185. — **20)** *Amazonas, 3. Kap. — **21)** *Malay. Archipel 1, S. 120. — **22)** *Java, S. 183. — **23)** *Kina Balu, S. 51ff. — **24)** *Darwin, Werke 1, S. 448.

IV. Einteilung der Tiere nach den allgemeinsten Eigenschaften der Umwelt.

Die ältesten Versuche, die Tiere einzuteilen, legen den Aufenthaltsort zugrunde, wie der Schöpfungsbericht der Bibel; auch Plinius teilt die Tiere ein in Aquatilia, Terrestria und Volatilia. Diese ökologische Einteilung hat ihre Berechtigung neben der morphologischen, die sich auf den Bauplan der Tiere gründet; denn die durch das Wohngebiet bestimmten Lebensverhältnisse haben einen wesentlichen Einfluß auf die Einrichtung des tierischen Körpers, und vorwiegend macht sich dabei die Beschaffenheit des umgebenden Mediums geltend.

Wir teilen also die Tiere ein in Wassertiere und Lufttiere. Dabei sind unter Lufttieren nicht nur die Flugtiere (Insekten, Vögel, Fledermäuse) verstanden, sondern alle, deren Körper von Luft und nicht von Wasser umgeben ist, also auch Tiere, die sich auf dem Boden bewegen, die im Holz bohren und die in der trocknen Erde graben. Denn auch auf sie wirkt die Luft mit ihren besonderen physikalischen Verhältnissen, mit ihrer geringen Dichte, ihrem hohen O_2-Gehalt und ihrer wechselnden Feuchtigkeitsmenge bestimmend ein. Freilich gibt es allerhand Übergänge zwischen diesen beiden Gruppen. Der Grasfrosch (*Rana fusca*) ist im Sommer ein Lufttier, während der Überwinterung ein Wassertier, viele Wassermolche (*Molge*) umgekehrt. Der Regenwurm kann im Boden bei längerem Regenwetter zeitweise ganz von Wasser umgeben sein, und manche Regenwurmgattungen, z. B. *Allurus*, sind geradezu Wassertiere.

Unter den Wassertieren kann man wiederum solche unterscheiden, deren Vorfahren immer im Wasser gelebt haben (primäre Wassertiere), und solche, die von luftlebenden Vorfahren abstammen, sich dann aber im Laufe der Stammesgeschichte wieder dem Wasserleben zugewandt haben (sekundäre Wassertiere). Die luftbewohnenden Vorfahren der sekundären Wassertiere stammen zwar ihrerseits auch von Wassertieren ab, haben aber alle Organisationsmerkmale von Lufttieren erworben und auf ihre im Wasser lebenden Nachkommen vererbt. Die primären Wassertiere, mit denen wir es zunächst zu tun haben, entnehmen den Sauerstoff, den sie zum Leben brauchen, der im Wasser gelösten O_2-Menge, sie sind Wasseratmer, und sind alle wechselwarm, d. h. haben eine Innentemperatur, die mit der Temperatur des umgebenden Wassers wechselt, und die gar nicht oder allermeist nur wenig höher ist als diese. Andere positive gemeinsame Merkmale zu ihrer Kennzeichnung gibt es nicht; denn Wasserleben verträgt sich mit allen Bauplänen, im Gegensatz zum Luftleben. Die große Dichte des umgebenden Mediums hilft ihren Körper tragen und kann daher besondere Stützapparate entbehrlich machen; nur im Wasser gibt es daher Tiere mit wasserreichem, gallertigem Körper, und zwar in den verschiedensten Tiergruppen, z. B. Quallen und Rippenquallen, Würmer (*Alciopa*) und ihre Larven, unter den Weichtieren z. B. die Schwimmschnecken (Heteropoden), unter den Chordatieren die Salpen und die Aallarve (*Leptocephalus*). Nur im Wasser gibt es festsitzende Tiere; denn die Dichte des Wassers ermöglicht eine Versorgung mit schwebender Nahrung, ohne Nahrungssuche unter Bewegung vom Platze[1]).

Unter den Wassertieren werden in der Hauptsache Meerestiere und Süßwassertiere unterschieden.

Das Meer ist „die große Mutterlauge aller Lebenswelt" (Rütimeyer)[2]). Wo wir uns auch das früheste Leben entstanden denken mögen, die weitere Entwicklung fand jedenfalls im Meere statt, wo allein auch jetzt noch alle Baupläne der tierischen Organisation vertreten sind. So sind denn für Meerestiere Beschränkungen in der Organisation, abgesehen von den Einrichtungen für Wasseratmung,

nicht vorhanden. Im Meere erreichen denn auch die meisten Tierformen ihre höchsten Leistungen in bezug auf Größenentwicklung: hier finden sich die Riesentintenfische, die bei 6 m Körperlänge noch Fangarme von 11 m Länge besitzen, hier Muscheln von den gewaltigen Ausmaßen der *Tridacna* mit bis 2 m längstem Durchmesser und 200 kg Gewicht, Gliederfüßler wie die japanische Riesenkrabbe (*Macrocheira kämpfferi*), die mit ihren Beinen bis 2 m spannt, und unter den Fischen den Riesenhai (*Cetorhinus maximus*) von 10 m Länge. Der ununterbrochene Zusammenhang der Ozeane und die beständige Durchmischung des Meerwassers durch die Gezeiten, Strömungen und Stürme bewirken, daß die Zusammensetzung und Menge der im Meerwasser gelösten Stoffe im allgemeinen gleich ist, und daß nur an beschränkten Stellen bedeutendere Abweichungen vom mittleren Salzgehalte vorkommen. Bei dieser Gleichartigkeit der Bedingungen haben viele Tierarten im Meere eine sehr weite Verbreitung.

Nach den Untersuchungen von L. Frédéricq[3]), Bottazzi[4]) u. a. sind die Körpersäfte, das innere Medium, bei den meerbewohnenden Wirbellosen und unter den Wirbeltieren bei den Selachiern mit dem Meerwasser, dem äußeren Medium, isotonisch. Die Austauschflächen zwischen innerem und äußerem Medium lassen die gelösten Stoffe nicht durch, wohl aber das Wasser, verhalten sich also als semipermeable Membranen. Somit sind an den Oberflächen des Körpers, die mit dem Wasser in Berührung kommen, also an Körperhaut, Darmschleimhaut, Kiemenoberfläche, keine besonderen Schutzvorrichtungen nötig gegen den osmotischen Stoffaustausch, durch den die Zusammensetzung der Körperflüssigkeiten verändert werden könnte. Daher haben die wirbellosen Tiere des Mittelmeeres etwas salzhaltigeres Blut als die des Atlantik und der Nordsee. Bei den Selachiern wird dieses osmotische Gleichgewicht des Blutes mit dem Meerwasser dadurch erreicht, daß ihrer Körperflüssigkeit, die einen geringeren Gehalt an Salzen hat als das Meerwasser, reichliche Mengen Harnstoff (2—3 %) beigemischt sind. Dagegen sind die Knochenfische in dem osmotischen Druck ihrer Körpersäfte unabhängig vom Meerwasser; ihr Blut hat eine viel geringere molekulare Konzentration als jenes.

Die primären Süßwassertiere stammen zweifellos von Meeresbewohnern ab und mußten von diesen Vorfahren eine molekulare Konzentration der Körpersäfte ererben, die der des Meerwassers ähnlich ist. In der Tat besitzt bei den Wirbellosen des süßen Wassers, z. B. bei der Teichmuschel (*Anodonta*) oder dem Flußkrebs (*Potamobius*) die Körperflüssigkeit eine höhere osmotische Spannung als das umgebende Wasser, wenn sie auch nicht so hoch ist wie die des Seewassers; bei der Teichmuschel enthält sie zehnmal so viel anorganische Substanzen als das umgebende Wasser. Durch die semipermeablen Körpermembranen muß also ein beständiger Strom von Wasser in das Tier eindiffundieren, der die Körperflüssigkeit verdünnen, die Körpermasse zum Aufquellen bringen und die Funktionsweise des Protoplasmas stören muß. Damit die Tiere im Süßwasser nicht zugrunde gehen, müssen also Vorrichtungen vorhanden sein, die ein Eindringen des

Wassers in den Körper verhindern, etwa durch Veränderungen in der Beschaffenheit der Membranen, oder aber das eingedrungene Wasser schnell wieder herausschaffen.

Die bisherigen Untersuchungen zeigen, daß sicher in vielen Fällen dieser zweite Weg eingeschlagen wird. Alle Protozoen des Süßwassers besitzen eine oder mehrere kontraktile Vakuolen, die durch ihre Pumptätigkeit beständig Wasser aus dem Körper entfernen. Bei *Paramaecium* wird auf diese Weise bei 20° in einer Stunde fast das Fünffache des Körpervolumens an Wasser aus dem Körper entfernt[5]). Bei Meeresprotozoen aber — und oft bei parasitischen Protozoen, die ja auch in einem mit ihrem Körper isotonischen Medium leben — fehlt die kontraktile Vakuole. Die volle Bestätigung aber dafür, daß in der Tat durch die Tätigkeit der kontraktilen Vakuole die Schäden des osmotischen Wasserzustroms ausgeglichen werden, liefert der Versuch. Führt man eine Süßwasseramöbe allmählich in Meerwasser über, so lebt sie darin weiter; aber ihre kontraktile Vakuole hört auf zu arbeiten und verschwindet schließlich[6]). Erhöhung der molekularen Konzentration im umgebenden Wasser verlangsamt den Kontraktionsrhytmus der Vakuole und vermindert die Masse des ausgepumpten Wassers. Bei etwa 20° beträgt

in Wasser mit	0	0,25	0,5	0,75	1 %	NaCl
der Kontraktionsrhytmus	6,2	9,3	18,4	24,8	163,0	Sekunden
die Entleerung in 1 Stunde	4,8	2,82	1,38	1,08	0,16	Körpervolumina[5]).

Bei vielzelligen Tieren sorgt in ähnlicher Weise die Niere für die Entfernung des osmotisch aufgenommenen Wassers. Untersucht man Cercarien, die aus einer *Limnaea* herauspräpariert worden sind, in isotonischer Flüssigkeit (Schneckenblut), so kann man in der Regel die Sammelblase des Exkretionssystems wegen geringen Inhalts nur schwer erkennen; bringt man die Tiere aber in Leitungswasser, so wird die Y-förmige Sammelblase schnell durch pralle Füllung bemerkbar, ein Zeichen dafür, daß das eindiffundierende Wasser durch das Nephridialsystem aus dem Körper entfernt wird. Bei Asseln, Flohkrebsen und zehnfüßigen Krebsen (Isopoden, Amphipoden, Dekapoden) zeigen sich übereinstimmend die Nierenorgane (Antennendrüse) größer als bei ihren Verwandten im Meere[7]). Für den Frosch ist durch Overton[8]) der sichere Nachweis erbracht, daß er durch die Haut Wasser aufnimmt und etwa die gleiche Menge Wasser gleichzeitig durch die Niere ausscheidet. Für Selachier und Knochenfische liegen darüber keine abschließenden Untersuchungen vor. Wohl aber wird für die Wale angenommen, daß die bedeutende Größe ihrer Niere mit der Aufgabe zusammenhängt, das mit der Nahrung reichlich aufgenommene Wasser schnell wieder auszuscheiden[9]). Danach wäre es die Steigerungsfähigkeit der Nierentätigkeit, die einem Meerestiere das Eindringen in das Süßwasser ermöglicht. Sie bildet wahrscheinlich eine der Grundbedingungen für die Anpassung an das Leben im süßen Wasser, die nicht allen Meerestieren in gleicher Weise zukommt.

Ob daneben noch andere Verhältnisse mitwirken können, bleibt zu untersuchen. Wahrscheinlich bildet der Schleim, der die Haut vieler Wassertiere, z. B. der Schnecken und Fische, in so reicher Menge überzieht, einen Schutz gegen das Eindringen des Wassers in die Haut. Diese Bedeutung kommt z. B. den Schleimüberzügen an Knospen von Wassergewächsen zu[10]); ebenso umgibt sich die Diatomee *Thalassiosira* zum Schutz gegen Schädigung durch wechselnden Salzgehalt des Wassers mit einer Schleimhülle[11]). Die Entfernung des Schleims von der Haut des Aals bewirkt, daß der osmotische Druck des Blutserums sich in höherem Maße beim Wechsel des osmotischen Drucks im umgebenden Wasser ändert als beim normalen Aal; die Schleimhülle bildet also eine wirksame Schranke, die den Austausch zwischen äußerem und innerem Medium verhindert[12]).

Von den sekundären Süßwasserbewohnern brachten die Insekten und Spinnentiere in ihrem Hautpanzer, die Waltiere und Robben in der starken Hornschicht der Oberhaut schon vom Luftleben her einen Schutz gegen osmotischen Wassereinstrom durch die Körperoberfläche mit.

Solche Formen von Meerestieren, die die Grundlagen für die Anpassung an das Leben in salzärmerem Wasser besaßen, fanden zunächst im Brackwasser eine günstige Lebensmöglichkeit, und dadurch wurde ganz allmählich der Übergang ins süße Wasser vermittelt. Aber nur verhältnismäßig wenige Brackwassertiere wiederum können auch noch ins Süßwasser vordringen. Die vergleichsweise geringe Artenzahl von primären Süßwassertieren zeigt, daß nicht viele Tierformen zu solchen Anpassungen imstande sind. Daß es mit einer Mehrleistung der Niere allein nicht getan ist, geht aus der Tatsache hervor, daß Süßwasserfische meist zugrunde gehen, wenn sie in Meerwasser gebracht werden; es scheinen also auch noch andere Veränderungen in ihnen aufgetreten zu sein. Eine vorhandene Veranlagung scheint aber dabei eine Rolle zu spielen; denn in den verschiedensten Gegenden sind es oft wieder Angehörige der gleichen Gattungen und Familien, die den Übergang vom Meere ins Süßwasser vollbracht haben, so unter den Knochenfischen die Gattung *Cottus* mit ihren Verwandten, die Gobiiden, Elopiden und Syngnathiden, unter den höheren Krebsen die Gattung *Atya* (Kap Verdische Inseln, Westindien, Philippinen, Samoa) und die Palaemoniden (Europa, Südamerika, Ost- und Westafrika).

So fehlen denn im Süßwasser die großen Stämme der Stachelhäuter und der Manteltiere vollständig. Das Heer der Schwämme ist nur durch die kleine Familie der Spongilliden vertreten. Von den Coelenteraten mit ihrem Formenreichtum trifft man nur einige Hydropolypen mit weltweiter Verbreitung (*Hydra, Cordylophora,* letztere mehr im Brackwasser bis 1,3 % Salzgehalt) und wenige kleine Süßwassermedusen von sehr verstreuten, spärlichen Fundorten. Die Plattwürmer sind mit rhabdocoelen und trikladen Strudelwürmern verhältnismäßig gut vertreten; aber Nemertinen gibt es nur ganz wenige im Süß-

wasser; Rädertiere dagegen sind sehr zahlreich vorhanden. Von Ringelwürmern kommen wenige Egel und die etwas einförmige Gruppe der limicolen Oligochaëten, wasserbewohnende Verwandte der Regenwürmer, im Süßwasser vor, Polychaeten aber nur in ganz vereinzelten Arten. Moostierchen (Bryozoen) sind in einer Familie (phylaktoläme Entoprocten) gut vertreten, sonst nur wenig. Reichlich sind außer den Krebstieren, den Knochenfischen und den schon erwähnten Rädertierchen nur die sekundären Süßwassertiere vertreten, die Insekten, Spinnentiere und die Lungenschnecken, hinter denen die Kiemenschnecken und Muscheln des Süßwassers an Formenreichtum zurückstehen.

Die Einwanderung mariner Tierarten in das Süßwasser hat sich schon seit langen Zeiten vollzogen und dauert immer noch an. Solche Süßwasserbewohner, bei denen nahe Verwandtschaft mit Meerestieren und andere Umstände auf verhältnismäßig junge Einwanderung ins Süßwasser deuten, sind naturgemäß in ihrer Verbreitung beschränkt, im Gegensatz zu den älteren Formen, die im Laufe der Zeit eine weite Ausbreitung gewonnen haben, wie z. B. die karpfenartigen Fische über die ganze paläarktische Region oder manche Schneckengattungen (*Limnaea, Planorbis, Ancylus*), die in allen Erdteilen vorkommen. M. Weber[13]) unterscheidet jene als regionale Süßwassertiere von den weitverbreiteten, die er universelle nennt.

Die allmähliche Umbildung der Formen, dazu wohl auch nicht selten die Vernichtung ihrer meerbewohnenden Verwandten im Daseinskampf gegen neue, fortgeschrittene Konkurrenten, hat bei den universellen Süßwassertieren im allgemeinen dazu geführt, daß sie uns jetzt meist in verwandtschaftlich eng geschlossenen Gruppen entgegentreten, die im Meere ohne Vertreter sind und sich von den Meerbewohnern zuweilen scharf abgrenzen. Solche Gruppen mit langer, selbständiger Stammesentwicklung sind die Süßwasserschwämme, die Süßwasserbryozoen und unter den Knochenfischen die Ostariophysi (Characiniden, Gymnotiden, Cypriniden, Siluriden). Wo aber auch jetzt die Einwanderung noch weiter geht, sind manche Tierarten des Süßwassers durch nahe Verwandtschaft mit Bewohnern der benachbarten Meere verknüpft, derart, daß 1. entweder die Arten auch gleichzeitig im Meere vorkommen, oder 2. daß sie zu Gattungen gehören, die sonst überwiegend aus Meeresbewohnern bestehen, oder schließlich 3. daß wir es mit im Süßwasser nur an beschränkten Stellen vorkommenden Gattungen zu tun haben aus Familien, die sonst hauptsächlich im Meere vertreten sind. Das sind Zeichen dafür, daß die Einwanderung erst vor (erdgeschichtlich gesprochen) kurzer Zeit geschehen ist; die neuen Süßwasserbewohner hatten also noch keine oder wenig Zeit, sich derart umzubilden, daß sie sich nach Art oder gar nach Gattung von ihrer Verwandtschaft unterscheiden.

Beispiele dafür finden wir zahlreich bei Weichtieren, Krebsen und Fischen. So kommt von der marinen Schneckengattung *Tectura* eine Art, *T. fluminalis*, nur im Irawadifluß vor; die marine Gattung *Ceri-*

thium wird im Süßwasser Indiens durch *Brotia*, *Nassa* durch *Canidia* vertreten[14]). In Trinidad finden sich 18 km flußaufwärts in völlig süßem Wasser (aber mit Ebbe- und Flutbewegung) an den Flußufern Bänke von Mytilaceen, im weichen Gestein bohrend die Bohrmuschel *Pholas*, und andere Meerestiere. Noch deutlicher liegen die Verhältnisse bei den zehnfüßigen Krebsen: auf den Inseln des indischen Archipels findet M. Weber[15]) von 20 Gattungen nur vier, die ausschließlich im Süßwasser vorkommen; *Caridina* und *Palaemon* leben vorwiegend im Süßwasser, haben aber auch Arten, die im Meer- und Brackwasser vorkommen, ja *Pal. carcinus* findet sich in allen dreien; ähnlich findet sich auch *Varuna litterata* in Süß-, Brack- und Meerwasser; schließlich haben viele marine Gattungen (*Pseudograpsus*, *Leander*, *Penaeus*) einzelne Arten im Süßwasser. — Bei den Fischen endlich sind unter den 22 Arten Selachiern, die im Süßwasser vorkommen, nur sieben auf Süßwasser beschränkt, die übrigen finden sich auch im Meere[16]). Eine Barschart, *Lates calcarifer*, lebt in den südostasiatischen Gewässern in Süß-, Brack- und Meerwasser[17]). Von den in Europa zum Laichen in die Flüsse aufsteigenden Maifischen, *Alosa finta*, hat sich ein Stamm im Luganer See seßhaft gemacht; von den marinen Gattungen *Syngnathus*, *Blennius*, *Belone* u. a. sind einzelne Arten ausschließlich Süßwasserbewohner.

Dieses Andauern der Einwanderung von Meerestieren in das Süßwasser begegnet uns in größerer Ausdehnung fast nur in den Tropen. Von den Süßwasser-Selachiern z. B. geht keine Art über 35° nördl. und südl. Br. hinaus, nur wenige über 30°[16]). Die Süßwässer in der Umgebung des Golfs von Bengalen, auf den Inseln des malayischen Archipels, in Madagaskar, im tropischen Amerika sind reich an neu eingewanderten Bewohnern. Dagegen finden wir in höheren Breiten diese Erscheinung weit seltener. Wahrscheinlich erleichtert die geringe Schwankung der Wassertemperatur in tropischen Flüssen das Einwandern von Meerestieren. Vielleicht tragen in den Tropen auch die zeit- und stellenweise häufigen gewaltigen Regengüsse, die das Oberflächenwasser des Meeres stark aussüßen, dazu bei, Tiere an die Verminderung des Salzgehaltes zu gewöhnen[18]). Auch bei *Alosa finta* könnten wohl die Temperaturverhältnisse mit dem verschiedenen Verhalten des Fisches in Zusammenhang stehen: in Skandinavien laicht sie im Meere, zwischen den Schären; von der Nordsee aus steigt sie zum Laichen vorübergehend in die Flüsse auf; vom Adriatischen Meere aus sind sie im Gefolge dieser Laichwanderungen teilweise im Süßwasser heimisch geworden.

Neben der Einwanderung von Meerestieren ins Süßwasser steht ein anderer Vorgang, der ebenfalls zur Entstehung von Süßwassertieren führt: die Aussüßung abgetrennter Meeresabschnitte. Die Abtrennung von Meeresbuchten kann durch negative Strandverschiebung oder durch Abdämmung geschehen. So sind die südschwedischen und die finnischen Seen (Onega- und Ladoga-See) durch Hebung des Landes vom Meere abgetrennt; die südrussischen Steppenseen verdanken ihre Entstehung dem Sinken des Spiegels des früheren sarmatischen Meeres. Ab-

dämmung durch Landzungenbildung (Lidi) finden wir an der französischen Mittelmeerküste und in der nördlichen Adria häufig. Bei der Abtrennung werden in dem gesonderten Abschnitt Meerestiere gefangen, die damit dem Einfluß des zuströmenden Süßwassers ausgesetzt werden. Soweit sie stenohalin sind, werden sie zugrunde gehen. Andere aber können ausdauern und werden dann als Tiere mit mariner Verwandtschaft in einer Gesellschaft von Süßwassertieren übrigbleiben; sie sind Meeresrelikte, und solche Seen werden als Reliktenseen bezeichnet. Ein im Entstehen begriffener Reliktensee ist der See Mogilnoje auf der Insel Kildin an der Murmanküste[19]). Obgleich er jetzt ohne sichtbare Verbindung mit dem Meer ist, hängt er mit ihm in seiner Tiefe doch noch durch Sickerwasser zusammen, und hat daher drei Wasserschichten übereinander gelagert: zu oberst bis zu 6 m Tiefe vollständig süßes Wasser, dann bis etwa 12 m rasche Zunahme des Salzgehalts, und in der Tiefe einen gleichmäßigen Salzgehalt von 32,5 ‰. Die unterste Schicht ist wegen des reichen Gehaltes an H_2S ohne Tierleben. In der oberen Schicht finden sich Daphnien und Süßwassercopepoden und am Ufer der litorale *Gammarus locusta*, ein Meerstrandtier; die 2. Schicht dagegen enthält ausschließlich Meerestiere: 2—3 Schwammarten, Aktinien, einige Bryozoen, Schnecken, Muscheln, Ringelwürmer, *Pycnogonum*, 1 Seestern, 4—5 Arten Ascidien und Dorsche. So fand es Knipowitsch 1888; 10 Jahre später konnten Schaudinn und Römer[20]) viele der Meerestiere schon nicht mehr lebend finden; nur Reste davon waren noch in den Bodenproben vorhanden. Die Meeresrelikten in solchen Seen werden oft sehr spärlich. So leben in den südschwedischen Seen z. B. Mälarn, *Mysis relicta* und *Limnocalanus macrurus* als einzige Tiere mit naher mariner Verwandtschaft neben zahlreichen Süßwassertieren; in den Seen des baltischen Höhenrückens fand Samter[21]) nur noch eine Anzahl Krebschen (*Mysis relicta*, *Pontoporeia affinis*, *Pallasiella quadrispinosa*) als Reste einstiger Meeresbewohnerschaft. Auch in dem See Slaviansk (Gouv. Charkow) findet sich ein Gemisch von Süßwasser- und Meeresformen[22]).

Die oben besprochenen Besonderheiten der Süßwassertiere, wodurch ihnen das Leben im süßen Wasser erst ermöglicht wird, wie die regulatorische Nierentätigkeit, die Beschaffenheit der Körpermembranen und die Schleimhülle, kann man als primäre Eigentümlichkeiten bezeichnen. Daneben kommen bei Süßwassertieren eine Anzahl gemeinsamer Eigenschaften vor, die wohl erst durch die Einwirkung des Süßwassers auf ihren Organismus bei allen in gleicher Weise entstanden sind; diese mögen hier als sekundäre Eigentümlichkeiten bezeichnet werden.

Dahin gehört zuerst die geringere Größe der Süßwasserbewohner gegenüber den Meerestieren gleicher Art und Gattung. Das gilt nahezu für alle Formen mit Ausnahme der Rädertiere. So bleibt der Hydroidpolyp *Cordylophora lacustris* im Süßwasser kleiner als im Brackwasser und bildet niedrigere Stöckchen. Die Süßwasser-*Alosa* des Luganer Sees bleibt kleiner als die Wanderform (vgl. S. 22), und ebenso bleiben in Nordamerika (Maine, New Hampshire) die nicht ins

Meer wandernden Formen des Lachses (*Salmo salar sebago*) kleiner und plumper als die Stammform[23]. Der Stint (*Coregonus eperlanus*) der Nord- und Ostsee erreicht 30 cm Länge, in der Tiefe der Finnischen Binnenseen wird er nur 15 cm lang. Beim Lachs (*S. salar*) ist festgestellt, daß im Vergleich zur Bachforelle sein Wachstum mit der Auswanderung ins Meer erheblich beschleunigt wird (Abb. 1)[24]. Bei der Barschgattung *Ambassis* sind alle das Süßwasser bewohnenden Arten klein gegenüber den marinen[25]. Im einzelnen sind uns die Ursachen dafür noch unbekannt; aber es dürften die gleichen Ursachen sein, die auch bewirken, daß im allgemeinen die Süßwassertiere, wie Schnecken, Krebse, Fische, bei weitem nicht die Höchstmaße der im Meere lebenden Schnecken, Krebse und Fische erreichen. Es wird mit der Entfernung vom Optimum zusammenhängen — aber das ist keine Erklärung!

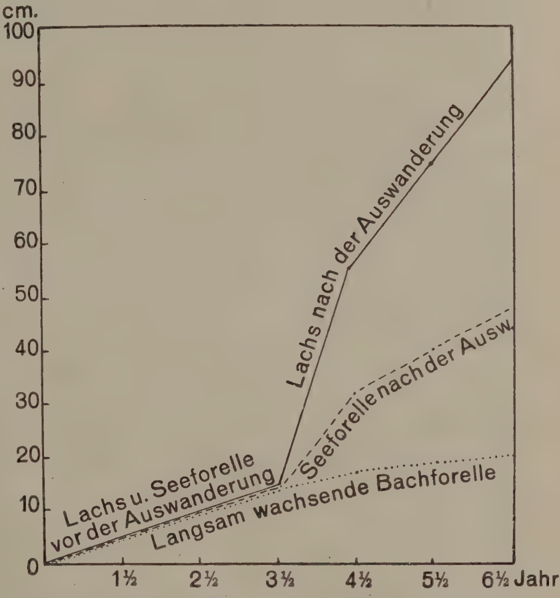


Abb. 1. Wachstumskurve von Lachs (*Salmo salar*), Seeforelle (*S. trutta*) und Bachforelle (*S. fario*). Nach Knut Dahl.

Zu den sekundären Eigentümlichkeiten der Süßwassertiere gegenüber den Meerestieren gehört auch die Herabsetzung der Fruchtbarkeit durch Verminderung der Eizahl und Hand in Hand damit die bedeutende Vergrößerung der Eier durch Dottermassen. Welches von diesen beiden Momenten das primäre ist, bleibt zu entscheiden: sind die Eier deshalb groß, weil es wenige sind, oder sind ihrer wenige, weil sie groß sind? Es liegen Anzeichen vor, daß das Süßwasser auf die Fruchtbarkeit der Tiere störend einwirkt. So wird die Flunder (*Pleuronectes flesus*) in den Flüssen, wohin sie häufig aufsteigt, nicht geschlechtsreif; eine Anzahl aus der Nordsee stammender Fische kommen in den östlichen Abschnitten der Ostsee nicht zur Fortpflanzung, z. B. *Cottus bubalis*, *Gobius niger*, *Siphonostoma typhle*, *Nerophis ophidion*[26]. } Not true cf. Zool. Anz. 61, 147.
Die Austernparks in den Flußmündungen der französischen Westküste würden aussterben, wenn sie nicht immer wieder mit Brut aus salzigem Wasser ergänzt würden. Der Brackwasserpolyp *Cordylophora lacustris* erleidet im Süßwasser eine Verminderung der Gonophorenzahl und der Eizahl im Gonophor (3—6 anstatt 6—12 Eier)[27]. Die Tatsache, daß die Eigröße im Süßwasser zunimmt, tritt besonders deutlich bei Tierarten hervor, die sowohl im Süßwasser wie im Brackwasser und im Meere vorkommen. Das Krebschen *Palaemonetes varians* hat, in gleichgroßen, 4 cm langen Stücken, aus Meerwasser (Wimereux) 321 Eier

von wenig über 0,5 mm Länge und aus Süßwasser (Neapel) nur 25 Eier von 1,5 mm Länge[28]); die Eigröße verhält sich wie 1:27; an Gesamtmasse hat aber die Süßwasserform noch einmal so viel geleistet als die Meeresform, so daß die geringe Eizahl hier nicht eine Folge allgemeiner Verkümmerung sein kann. Wenn aber bei den meisten Fischen, die der Nord- und Ostsee gemeinsam sind, die Eigröße mit abnehmenden Salzgehalt des Wassers zunimmt, z. B.

bei der Scholle	bei Salzgehalt von:	19,45	17,3	15,68 ‰
(*Pleuronectes platessa*)	Eidurchmesser:	1,876	1,901	1,953 mm

oder bei der Seequappe (*Motella cimbria*) in der westlichen Ostsee 0,82—1,07 mm, in der östlichen Ostsee 1,07—1,26 mm Eidurchmesser, so sind die Unterschiede so gering, daß man an Quellung der Eier im schwächer salzigen Wasser denken könnte.

Jedenfalls ist es eine weit verbreitete Erscheinung, daß bei den Süßwassertieren die Eier geringer an Zahl und dotterreicher sind als bei verwandten Meerestieren. Solche dotterreiche Eier finden sich bei *Hydra* und den Strudelwürmern, bei den Muscheln, den Cladoceren und den zehnfüßigen Krebsen; so haben *Palaemon*-Arten des Süßwassers viel größere Eier (z. B. *P. sintaugensis* in Borneo 1,6×1,2 mm Eidurchmesser) als ihre Gattungsgenossen im Meere; große Weibchen des Flußkrebses (*Potamobius astacus*) haben gegen 150 Eier von 3 mm Durchmesser, wogegen kleine Hummer (*Astacus americanus*) von 20 cm Länge im Durchschnitt 4800 Eier von 1,6 mm Durchmesser tragen.

Der Dotterreichtum der Eier hat zur Folge, daß die jungen Tiere das Ei in fortgeschrittenerem Zustande verlassen als bei dotterarmen Eiern, und daß im Süßwasser die freischwimmenden Larvenformen mehr oder weniger weitgehend unterdrückt sind. Bei dem eben genannten *Palaemonetes varians* sind die jungen Zoëalarven beim Verlassen des Eies bei der Meerform 4 mm lang und schlank, bei der Süßwasserform 5½ mm lang und plump[29]). Der Hering (*Clupea harengus*) des Brackwassers der Schley verläßt das Ei auf einer merklich vollkommeneren Entwicklungsstufe als der des Salzwassers der Eckernförder Bucht[30]). Freischwimmende Larven haben von Süßwassertieren besonders die Copepoden, unter den Wasserflöhen die Polyphemiden und die erst neuerdings ins Süßwasser eingewanderte Dreiecksmuschel (*Dreissena polymorpha*).

Für das Fehlen der Larven bei so vielen Süßwassertieren hat Sollas[31]) eine andere Erklärung zu geben versucht. Er meint, daß bei der Einwanderung in den Flüssen aufwärts die freischwimmenden Larven, die nur zu schwacher aktiver Bewegung fähig sind, durch die Strömung immer wieder ins Meer getrieben werden mußten, daß also nur Tiere ohne solche Larven, d. h. mit abgekürzter Entwicklung und dotterreichen Eiern einwandern konnten. Die beiden Erklärungen schließen sich nicht aus; die Beeinflussung des Dotterreichtums durch den Salzgehalt des Wassers gibt nur eine nähere Erläuterung zu Sollas' Annahme. Der Einwanderung ins Süßwasser geht ja meist ein Leben im Brackwasser voraus, und auch dieses wird schon in der an-

gegebenen Weise auf die Eier einwirken. Es könnten dann nur solche Tiere dauernd ins Süßwasser gelangen, bei denen der Mangel an Salz so auf die Eier wirkt, wie es oben für *Palaemonetes* geschildert worden ist. Daneben freilich kann auch Verschleppung Tiere weit ins Süßwasser bringen, wie es bei der Dreiecksmuschel durch Schiffe geschieht; dann ist der Dottergehalt der Eier ohne Bedeutung.

Die frei abgelegten Eier der Süßwassertiere bedürfen, wie die Tiere selbst, eines Schutzes gegen die Aussüßung und Quellung durch eindiffundierendes Wasser. Während bei den Meerestieren sehr häufig nackte Eizellen abgelegt werden, finden wir daher bei den Bewohnern des Süßwassers meist Eier mit festem Überzug, wie bei *Hydra* oder beim Flußkrebs, oder mit Schleimhüllen, wie bei Schnecken oder bei den Anuren, oder es werden die Eier in einen dickwandigen Kokon eingeschlossen, z. B. bei Planarien.

Den Wassertieren stehen die Lufttiere gegenüber. Sie sind rings von Luft umgeben und entnehmen den Sauerstoff, den ihr Stoffwechsel erfordert, der Atmosphäre. Der Wohnraum der Lufttiere ist in seiner Gesamtheit weit kleiner als der der Wassertiere. Die Oberfläche der Gewässer, also der Meere und Binnengewässer zusammen, beträgt 362,25 Millionen km², die des Landes nur 147,65 Millionen, jene ist also fast 2½mal so groß. Während aber das Meer, bei einer durchschnittlichen Tiefe von 3681 m, überall bewohnbar und bewohnt ist und in ihm die Lebewesen vom Boden bis zur Oberfläche in zahlreichen Schichten übereinander wohnen, machen ewiges Eis und Wüsten große Strecken Landes ganz oder fast ganz für Lebewesen unzugänglich, und in der Luft kann sich das Leben nicht dauernd vom Boden erheben, sondern ist an die feste Unterlage gebunden, also gleichsam in einer Schicht zusammengedrängt, die im günstigen Falle, wie im tropischen Urwald, 25—30 m dick ist. Und trotzdem sind ⁴/₅ aller bekannten Tierarten Luftbewohner, nur etwa ¹/₅ bewohnt das Wasser.

In der Luft sind für das Tierleben Vorteile geboten, die ein üppiges Gedeihen der dort lebensfähigen Tierformen zur Folge haben. Am wichtigsten ist die Menge des zu Gebote stehenden Sauerstoffes. In 1 l Wasser sind etwa 7 cm³ O_2 gelöst enthalten; 1 l Luft dagegen enthält 207 cm³ O_2. Bei der Wichtigkeit des O_2 für die Entbindung der mit der Nahrung zugeführten gebundenen Energie bedeutet das die Möglichkeit viel reicherer Energieentfaltung für die Lufttiere; genügende Nahrungsmengen vorausgesetzt, kann der Verbrennungsprozeß außerordentlich gesteigert werden. Die Lufttiere sind daher im allgemeinen viel lebhafter als die primären Wassertiere, sie leben viel intensiver. Solche Muskelleistungen wie die der Flugmuskeln der Insekten (bei der Stubenfliege z. B. 330 Zusammenziehungen in der Sekunde) sind bei Wasseratmern unbekannt.

So finden wir denn in der Reihe der Wassertiere vielfach Anläufe, sich die Vorteile der Luftatmung zunutze zu machen. Aber nur einzelne davon haben zu einem wirklich erfolgreichen Luftleben geführt; meist sind sie in den Anfängen stecken geblieben und auf einzelne Tiergattungen oder kleine Gruppen beschränkt geblieben, ohne

zu einer völligen Umwälzung der Lebensweise Veranlassung zu geben. Solche Gruppen sind z. B. die Gattung *Peripatus* im weiteren Sinne, manche Asseln und Flohkrebse (*Orchestia*), die landbewohnenden Einsiedlerkrebse und Landkrabben sowie eine Anzahl Fischgruppen aus verschiedenen Familien und Ordnungen, wie die Schlammpeizger (*Misgurnus*), der Wels *Saccobranchus*, die Amphipnoiden, die Labyrinthfische (*Anabas* u.a.), von den Gobiiden *Periophthalmus* (Abb. 32) und die Ordnung der Lurchfische (Dipnoi). Die Einrichtungen zur Luftatmung bei diesen Fischen sind verschieden; der von den Dipnoern eingeschlagene Weg, eine paarige Ausstülpung des Vorderdarmes als Atmungsorgan zu benutzen, erwies sich als der gangbarste und führte zur Bildung der Luftwirbeltiere. Erfolgreich haben sich außerdem unter den Weichtieren die Lungenschnecken, unter den Gliederfüßlern die Tausendfüßer, Insekten und Spinnentiere zu Luftatmern umgebildet.

Infolge ihrer geringen Dichte bietet die Luft der Ortsbewegung viel weniger Widerstand als das Wasser; der feste Boden als Grundlage für kräftiges Abstemmen förderte dabei die Bewegung zu großer Geschwindigkeit. Trotz des geringen Betrages der Luftdichte haben doch eine Anzahl von Tiergruppen, unabhängig voneinander, Mittel gefunden, den nötigen Luftwiderstand zu erzeugen, der sie in der freien Luft trägt, ohne daß dabei der Luftwiderstand, der die Vorwärtsbewegung hemmt, gesteigert wurde. So entstand das Fliegen bei Insekten, bei Reptilien (ausgestorbenen Formen), bei Vögeln und bei Säugern (Fledermäusen), die vollkommenste Art der Ortsbewegung, für die es, bei dem gänzlich ununterbrochenen Zusammenhang des Luftozeans, fast keine Hindernisse gibt.

Ein anderer Vorteil, den der Übergang zum Luftleben mit sich brachte, war die ungeheure Fülle zuvor unbenutzter pflanzlicher Nahrung. Die Landpflanzen, die schon vor dem Auftreten von Lufttieren in reicher Menge das Land bevölkerten, boten in ihren Stengeln, Blättern und Wurzeln, vor allem aber in den eiweiß-, stärke- und fetthaltigen Samen eine nährstoffreiche Kost, in die sich zunächst nur wenige Bewerber zu teilen hatten. So finden sich unter den Tausendfüßern und Insekten, die wir vielleicht als erste Lufttiere betrachten dürfen, auch jetzt Pflanzenfresser in großer Zahl, unter den Tausendfüßern die Diplopoden, unter den Insekten z. B. die Blattiden, Termiten, Ohrwürmer und Grasheuschrecken, viele Käfer und Hymenopteren, manche Dipteren und fast alle Schmetterlinge. Auch die Lungenschnecken halten sich fast sämtlich an pflanzliche Nahrung. Die Anwesenheit und das üppige Gedeihen all dieser Pflanzenfresser in der Luft ermöglicht es dann, daß auch fleischfressende Tiere als Lufttiere ihren Unterhalt finden konnten, sowohl Verwandte jener Pflanzenfresser, wie die Chilopoden unter den Tausendfüßern, die Libellen, Locustiden, Raubkäfer, Raubwespen u. a. unter den Insekten, als auch andere Räuber, wie die Spinnentiere (Skorpione, Spinnen) und vor allem Wirbeltiere. Raubtiere sind in der Tat die niederen Klassen der vierfüßigen Wirbeltiere, die zuerst zum Luftleben übergingen, die Amphibien und die meisten Reptilien; sie fanden und finden auch jetzt noch ihre Beute vorwiegend unter den

Insekten. Erst im weiteren Laufe der Stammesgeschichte treten unter den Wirbeltieren auch Pflanzenfresser auf: wenige Reptilien, ein Teil der Vögel und die größere Hälfte der Säugetiere.

Diesen Vorteilen des Luftlebens stehen aber andererseits große Nachteile und Gefahren gegenüber, für deren Überwindung bestimmte Anpassungen notwendig sind. Die Hauptgefahr beruht auf dem großen Wechsel des Feuchtigkeitsgehalts der Luft. Nur an verhältnismäßig wenigen Stellen auf dem Lande ist die Luft mit Wasserdampf gesättigt, und vielfach auch dann nur zu bestimmten Zeiten; meist ist sie von solcher Sättigung weit entfernt. Der Feuchtigkeitsgehalt ergibt im Verein mit Lufttemperatur, Luftdruck, Bewölkung, Sonnenschein und Winden den Verdunstungsfaktor, die Evaporation. Daher werden weichhäutige Tiere in der Luft bei größerer Evaporation einer beständigen Verdunstung ihrer Körperflüssigkeit und schließlich dem Vertrocknen der Haut und des ganzen Körpers ausgesetzt sein. Durch Eintrocknen der Haut werden deren Zellen abgetötet und damit das Tier in wichtigen Lebenstätigkeiten (Hautatmung, Sinnes- und Drüsentätigkeit) dauernd geschädigt. Vor allem sind die Epithelien des Atmungsapparates dieser Gefahr ausgesetzt; denn ein solcher muß, um genügende Mengen O_2 aufnehmen zu können, eine große und zugleich zarte, schnellen Gasaustausch gestattende Oberfläche haben. Es war also der Übergang zum Luftleben solchen Tieren am leichtesten möglich, bei denen die Gefahr des Vertrocknens am meisten beschränkt war. Dies trifft zunächst nur für die Angehörigen zweier Tierkreise zu, das sind die Gliederfüßler und die Wirbeltiere.

Schon die wasserbewohnenden Gliederfüßler besitzen einen festen Panzer, der durch Verdickung der von der Oberhaut gebildeten Kutikula entsteht. Dieser Panzer dient zunächst als Schutz gegen Angriffe und weiterhin als Skelett zum Ansatz der Muskeln, wodurch die Kraft und Schnelligkeit der Bewegungen erheblich gesteigert wird. Als Kutikularbildung lagert der Panzer dem Körper außen auf. Das ist von Wichtigkeit, wenn er als Verdunstungsschutz dienen soll; denn auch die Stachelhäuter haben einen Panzer, der bei Seesternen und Schlangensternen als Bewegungsskelett dient; aber dieser ist durch Festigung (Verkalkung) der Lederhaut entstanden und wird außen von der Oberhaut überzogen; die Oberhaut wäre also beim Verlassen des Wassers dem Vertrocknen ausgesetzt. So hat denn auch kein einziger Stachelhäuter zum Luftleben übergehen können, trotz ihres Außenskeletts. Durch den Besitz des Hautpanzers war also für die Gliederfüßler schon ein erheblicher Schutz gegen das Vertrocknen gegeben. Dieser konnte jedoch nicht genügen, so lange nicht auch der Atmungsapparat gegen zu starke Verdunstung gesichert war. Bei der Beschaffenheit der Kiemen der meisten Krebse als dünnhäutige, vielfach verästelte Ausstülpungen der Körperwand nach außen war eine solche Sicherung nur schwer zu erreichen. Der erfolgreiche Weg zum Schutz des Atmungsapparats war die Verlagerung desselben in das Innere des Körpers. Krebse mit äußeren Kiemen, die durch die Seitenteile des Kopfbrustschildes in einen abgeschlossenen Kiemen-

raum verlegt sind, können, selbst bei gutem Abschluß des Kiemenraums, nur für beschränkte Zeit und nur bei großer Luftfeuchtigkeit, also am Meeresstrande in den Tropen, besonders zur Nachtzeit, ein Luftleben führen, wie viele Einsiedlerkrebse und Krabben. Solche, die dauernd zum Luftleben übergegangen sind und sich dabei weit vom Wasser entfernen können, wie Einsiedler mancher Gattungen und Landkrabben (*Gecarcinus* u. a.), haben Vorrichtungen, die eine Anfeuchtung der Kiemen ermöglichen und deren Verkleben in der Luft verhindern, oder sie besitzen andere Atmungseinrichtungen, z. B. der Palmendieb *Birgus latro* durch Oberflächenvergrößerung der Innenfläche des Kiemenraums, unter Rückbildung der Kiemen (Abb. 2). Auch die Landasseln (Oniscoideen), die ja in einer beträchtlichen Zahl von Gattungen und Arten weit verbreitet sind, kommen im allgemeinen nur an feuchten Stellen vor („Kellerassel"!), an denen ihr Kiemenapparat auf der Unterseite des Hinterleibs nicht gefährdet ist. Am vollkommensten ist die Sicherung des Atmungsapparats gegen Vertrocknen bei Tausendfüßern und Insekten durch die Ausbildung des Luftröhren-(Tracheen-)Systems und, unabhängig von ihnen, bei den Spinnentieren durch die Bildung von sog. Fächertracheen oder Tracheenlungen geschehen. Ein Luftröhrensystem von weniger vollkommener Art hat auch einer Ringelwurmgruppe, den *Peripatus*-Arten, ein Luftleben an feuchten Orten ermöglicht. Unter den Asseln ist bei manchen Gattungen, z. B. *Porcellio* und *Armadillidium*, zu den Kiemen ein inneres Atmungsorgan hinzugekommen, das sich wohl mit den Tracheenlungen der Spinnentiere vergleichen läßt: am Außenast des 1. Hinterleibsbeinpaares, der sich als Kiemendeckel über die weichen Kiemen legt, ist durch eine Einstülpung der Oberhaut ein vielfach verästelter Atemraum geschaffen, von außen als „weißer Körper" sichtbar (Abb. 3). An trocknen, dürren Stellen kommen vorwiegend solche Asseln vor, die einen weißen Körper besitzen.

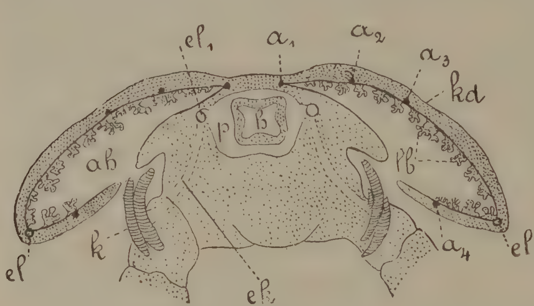


Abb. 2. Querschnitt durch *Birgus latro:* Vom Kiemendeckel *kd* umschlossene Atemhöhle („Lunge") *ah*, deren Hautfalten *lb* durch die Gefäße a_1—a_4 mit Blut versorgt werden. Die Gefäße *el* und *ek* führen das Blut von den „Lungen" bzw. den rudimentären Kiemen *k* zum Herzbeutel *p* und Herzen *h*. Nach Semper aus Lang.

Auch bei den Wirbeltieren sind die Bauverhältnisse, die ihnen Schutz gegen Vertrocknungsgefahr liefern, schon bei den wasserbewohnenden Formen, den Fischen, vorhanden, nämlich die Schichtung der Oberhaut. Bei den Wirbellosen, mit alleiniger Ausnahme der Pfeilwürmer (Chaetognathen) besteht die Oberhaut aus nur einer Lage Zellen; bei den Wirbeltieren allein lagern sich die Oberhautzellen in mehreren bis vielen Schichten übereinander. Die äußerste dieser Zelllagen erfährt schon bei den Fischen eine Umwandlung; die Zellen

sterben ab unter Verhornung ihrer Masse und bilden einen Überzug, der die darunter liegenden Teile der Oberhaut gegen Verletzungen schützt. Bei den Luftwirbeltieren wird die Zahl der Zellschichten größer und auch die Hornschicht, die bei den Amphibien noch einschichtig ist, besteht bei Reptilien, Vögeln und Säugern aus zahlreicheren Lagen von Schüppchen; so bildet sich auf der vorhandenen Grundlage ein Verdunstungsschutz für die Haut. Auch hier war ein vollständiger Übergang zum Luftleben nur möglich, wenn der Atmungsapparat eine Änderung erfuhr. Die den Kiemen der höheren Krebse ähnlichen Fischkiemen bieten nur im Wasser eine genügende Oberfläche; in der Luft verkleben sie. Von den verschiedenen Versuchen, diesen Atmungsapparat durch einen anderen zu ersetzen (vgl. S. 38), war die Bildung von Lungen am erfolgreichsten; diese entstehen als ein paar zunächst sackförmige Ausstülpungen des Vorderdarms durch Erweiterung des hintersten Paares von Schlundtaschen (Anlagen von Kiemenspalten). Von den Lurchfischen (Dipnoërn), die diesen Weg einschlugen, stammen höchst wahrscheinlich die ältesten Amphibien ab und damit die höheren Wirbeltiere.



Abb. 3. Außenast des 1. Abdominalfußes der Rollassel *Armadillidium nasutum* mit vielfach zerschlissenem Atemraum („weißem Körper"). Nach W. Herold.

Außer den Gliederfüßlern und den Wirbeltieren hat noch ein dritter Tierkreis, die Weichtiere, eine große Gruppe von Lufttieren geliefert; das sind die Landschnecken. Sie sind nicht einheitlicher Herkunft, sondern bilden zwei konvergent entwickelte Reihen. Bei uns sind es der Mehrzahl nach Lungenschnecken (Pulmonaten), zwittrige Formen ohne bleibenden Deckel zum Hausverschluß, oder sekundär ganz ohne Gehäuse; je weiter nach den Tropen zu, um so zahlreicher werden die luftbewohnenden Vorderkiemer (Prosobranchier), getrenntgeschlechtliche Formen mit Deckel, zu denen in unseren Breiten nur *Ericia elegans* und einige kleine Arten (*Acme*, *Pomatias*) gehören. Ähnlich wie die Krebse besitzen auch die Schnecken schon im Wasser ein Schutzorgan, das ihnen nach dem Verlassen des feuchten Elementes als Vertrocknungsschutz dient, ihr Gehäuse. Aber das Schneckenhaus überzieht nicht gleichmäßig den ganzen Körper, wie der Krebspanzer oder die Hornschicht der Wirbeltiere. Zwar kann meist das ganze Tier hinein zurückgezogen werden; aber beim Kriechen und den meisten

sonstigen Lebensäußerungen wird ein Teil des Schneckenkörpers aus dem Gehäuse herausgestreckt und bleibt unbedeckt nackt, und gegen das Vertrocknen schützt ihn, wenigstens in etwas feuchter Luft, hauptsächlich der zähe Schleim, der ihn überzieht. Das Schließen des Gehäuses mit dem Deckel oder die Möglichkeit, durch Anheften des Fußes an einen Stein, eine Rinde oder ein Blatt oder durch Abscheiden eines Schleimhäutchens vor der Mündung einen Schluß des Gehäuses zu schaffen, hilft über Zeiten größerer Trockenheit hinweg. Die Tiere kommen meist nur bei nächtlichem Taufall oder bei und nach Regen heraus. Von ihren wasserbewohnenden Verwandten unterscheiden sich die Landschnecken durch die Lage und Menge ihrer Hautdrüsen: während bei den Prosobranchiern die Drüsenzellen oberflächlich, innerhalb der Oberhaut liegen, sind sie bei den Pulmonaten in die Tiefe versenkt, subepithelial, und münden nur durch einen engen Kanal an der Oberfläche[32]). Das bedeutet ebenfalls eine Einschränkung der Wasserabgabe durch Verdunstung. Als Atmungsapparat dient ihnen die Mantelhöhle („Lunge"), die nach außen bis auf ein verhältnismäßig enges Atemloch verschlossen ist, deren Innenfläche aber nur wenig vergrößert wird durch die vorspringenden Wände von Blutgefäßen. Die Atemfläche der Lunge ist wesentlich kleiner als die der stark gefiederten Kieme bei den meerbewohnenden Kiemenschnecken. Durch den reichen O_2-Gehalt der Luft wird es eben den Lungenschnecken ermöglicht, mit verringerter Atemfläche auszukommen; aber dafür ist ihre Lebhaftigkeit und Leistungsfähigkeit kaum größer als bei den meerbewohnenden Schnecken; sie bleiben trotz der Luftatmung träge, wenig bewegliche Tiere.

Manche Lungenschnecken, die Nacktschnecken, haben im Laufe der Stammesentwicklung das Gehäuse, das doch als Vertrocknungsschutz so günstig ist, wieder verloren; aber sie haben durch Einebnung des vorher im Gehäuse geborgenen Eingeweidesacks eine schlankere Gestalt bekommen und können daher die gegebenen Schlupfwinkel weit besser ausnutzen und dadurch Schutz gegen das Austrocknen finden; auch ist der Schleim bei ihnen (z. B. *Arion empiricorum*, *Limax maximus*) oft zäher als bei Gehäuseschnecken und gewährt wirksameren Verdunstungsschutz.

Was sonst den Übergang zum Luftleben bewerkstelligt hat, sind nur Tiere mit unvollkommenem Verdunstungsschutz, wie die Landplanarien, die Regenwürmer und eine Anzahl Egel.

Der Schutz gegen Vertrocknung ist also bei den verschiedenen Tieren durchaus ungleich; daher ist ihr Luftleben mehr oder weniger beschränkt. Man findet geradezu alle Übergänge von Wassertieren, die eine kurze Zeit außerhalb des heimischen Elements zubringen können, bis zu Formen, die in größter Dürre bei sehr geringer Wasserzufuhr beständig leben, ohne zu vertrocknen. Wenn auch eine scharfe Grenze nicht gezogen werden kann, so empfiehlt es sich doch, die Lufttiere in Feuchtlufttiere und Trockenlufttiere einzuteilen.

Zu den Feuchtlufttieren zählen die Landplanarien, die Regenwürmer und die Landblutegel, die *Peripatus*-Arten und die luftleben-

den Krebstiere; alle diese finden sich, mit wenigen Ausnahmen, nur in Gegenden mit sehr wasserdampfreicher Luft und schützen sich nötigenfalls gegen zeitweilige Trockenheit durch Verkriechen in Erdlöcher, unter Steine, Holz oder dergleichen, und, soweit sie nicht gepanzert sind, durch Schleimabsonderung der Haut. Bei den Asseln unterliegen Formen wie *Armadillidium* und *Porcellio pictus*, die an trockeneren Stellen leben, durch geringe Drüsenmengen einer geringeren Verdunstung und daher verminderter Austrocknungsgefahr[33]). — Hierher gehören ferner die luftlebenden Schnecken. Aus den Gehäusen herauskommen können sie nur in feuchter Luft; aber sie können doch in verhältnismäßig trockenere Gegenden vordringen, wenn nur dort die Luft ab und zu den nötigen Feuchtigkeitsgrad erreicht. In der Zwischenzeit bergen sie sich im Haus und verschließen es. Je dichter die Wand des Gehäuses und je größer ihre Fähigkeit ist, Zeiten ohne Nahrungsaufnahme in scheintotem Zustand zu verbringen, um so mehr können sie auch trockene Gegenden bewohnen. So leben bei uns *Buliminus detritus* und *Helix* (*Xerophila*) *ericetorum* auf dürren, sonnverbrannten Halden, und die Wüstenschnecke *Helix* (*Eremia*) *desertorum* geht so weit in Steppe und Wüste, als noch gelegentlich Taufall beobachtet wird. In Trockenstarre können diese Tiere überaus lange ohne Lebensäußerungen lebend verharren; während unsere Weinbergschnecke (*H. pomatia*) in solchem Zustand höchstens 1 Jahr aushält, hat man bei Steppen- und Wüstenschnecken, wie *Helix lactea*, *H. desertorum* und *Buliminus pallidior*, ein Wiedererwachen nach mehr als vierjährigem Scheintod wiederholt feststellen können[34]). — Von den Wirbeltieren zählen die Amphibien zu den Feuchtlufttieren. Aber auch sie sind durch besondere Einrichtungen gegen die Schädigung durch längere Trocknis gesichert, wodurch ihnen eine Verbreitung in Gegenden mit wechselnder Luftfeuchtigkeit ermöglicht ist. Sie vermögen für die Zeit der Trocknis Wasser zu speichern, und zwar in ihrer Harnblase. Es wurde schon erwähnt (S. 30), daß die Frösche das durch die Haut aufgenommene Wasser durch die Niere wieder ausscheiden und in der Harnblase sammeln. Dieses Wasser enthält nur ganz geringe Harnstoffmengen und ist fast ganz rein. In der australischen Wüste z. B. sind die Frösche, wenn sie sich am Schluß der kurzen Regenzeit in die Erde vergraben, durch die prall gefüllte Harnblase dick aufgetrieben und vermögen so 12, ja selbst 18 Monate Trockenheit zu überstehen[35]).

T r o c k e n l u f t t i e r e sind einerseits die Tausendfüßer, Insekten und Spinnentiere, andererseits die Reptilien, Vögel und Säuger. Sie sind im allgemeinen vom Aufenthalt in feuchter Luft nicht ausgeschlossen, wenn auch für manche von ihnen, wahrscheinlich gerade infolge ihrer Anpassung an die Trockenheit, größere Luftfeuchtigkeit und Niederschlagsmenge schädlich wirken, wie für manche Steppentiere (z. B. Kamel). So haben im allgemeinen die Trockenlufttiere eine weitere Verbreitung als die Feuchtlufttiere, da Stellen mit hohem Wasserdampfgehalt der Luft verhältnismäßig seltener sind.

Im übrigen tritt auch die Fähigkeit, trockene Luft ohne Gefahr zu ertragen, in allerhand Abstufungen auf. Manche Tausendfüßer sind

ungenügend gegen Verdunstung geschützt, wie unser *Lithobius*. Viele verhältnismäßig weichhäutige Insekten entziehen sich der unmittelbaren Sonnenbestrahlung und sind nur in feuchter Luft, in der Dämmerung und Nacht oder nach Taufall und Regen lebhaft; so die Eintagsfliegen und Perliden; junge Maulwurfsgrillen kann man durch Besonnung abtöten; Stechmücken schwärmen nur in feuchter Luft und halten sich sonst an sonnen- und windgeschützten Stellen verborgen; Termiten führen ihre Bauarbeiten und Beutezüge nur bei Nacht oder bei schwülem Wetter, z. B. vor Regen aus[36]). Die meisten Insekten jedoch sind Kinder der Sonne und erhalten vielleicht sogar durch die Sonnenbestrahlung Energiemengen zugeführt, die ihnen größere Lebhaftigkeit gestatten. Sie sind durch ihren dichten Panzer gegen Wasserabgabe geschützt und besitzen keine oder nur ganz wenige Hautdrüsen. Auch die Ausscheidung der Exkretstoffe verlangt nicht viel Lösungswasser, da ein Teil derselben im Fettkörper gespeichert wird. Schließlich bewirkt auch die Tracheenatmung, die ja den O_2 bis unmittelbar an die Verbrauchsstellen bringt, eine Entlastung des Blutes, so daß wahrscheinlich geringere Blutmengen für die Vermittlung der Ernährung und Exkretion ausreichen. Wie gering bei Insekten das Wasserbedürfnis sein kann, sehen wir an Formen, die sich von fast ganz trockener Kost ernähren können, wie den Larven des Mehlkäfers (*Tenebrio*, vgl. S. 11), den Bohrkäfern (*Anobium*), die das trockene Holz alter Balken und Möbel fressen, oder den Pelzkäfern (*Attagenus*) und Kleidermotten (*Tineola*), die von Wolle und Haaren leben.

Auch die Luftwirbeltiere sind nicht alle in gleicher Weise Trockenlufttiere, auch hier gibt es allerhand Abstufungen. Die Amphibien mit ihrer drüsenreichen, nur durch eine dünne Hornschicht geschützten Haut wurden schon oben ausdrücklich als Feuchtlufttiere bezeichnet; sie können in mäßig trockenen Gegenden nur unter besonderen Vorsichtsmaßregeln ihr Leben fristen. Auch die drei übrigen Klassen, Reptilien, Vögel und Säugetiere, verhalten sich nicht einheitlich. Vielmehr sind Reptilien und Vögel im allgemeinen weit besser geeignet, Trockenheit zu ertragen als die meisten Säuger. Vergleichsweise kann man hier Wassersparer und Wasservergeuder unterscheiden. Reptilien und Vögel sind durch den völligen Mangel an Hautdrüsen, die ja Pforten für die Verdunstung sind, den Säugern überlegen. Außerdem aber sparen sie viel Wasser dadurch, daß ihre Exkretstoffe nicht in gelöstem Zustand zur Entleerung kommen, sondern als krystallinische Harnsäure; das Lösungswasser wird in der Niere wieder resorbiert. Eine Ausnahme bildet hier der Strauß, der flüssigen Harn entleert; von ihm aber sagt Lichtenstein[37]): „die erste Bedingung, welche der Vogel an seinen Aufenthalt stellt, ist das Vorhandensein von Wasser". Die Säuger dagegen geben durch ihre Hautdrüsen und dadurch, daß ihre Exkretstoffe stets in gelöstem Zustande zur Entleerung kommen, ziemlich viel Wasser ab. Auch ist ihr Kot meist wasserreicher als bei Reptilien und Vögeln. Im einzelnen aber gibt es bei ihnen große Unterschiede. Die Schlauchdrüsen der Haut, die an der Wasserabgabe hauptsächlich beteiligt sind, kommen nicht allen Säugern

in gleicher Weise zu. Wo sie reichlich vorhanden sind, wie beim Menschen, den Affen, dem Pferd und Rind, ist der Wasserverlust natürlich größer als dort, wo sie nahezu oder ganz fehlen, wie bei den meisten Nagern und gewissen Wiederkäuern; zwischen diesen Grenzen stehen z. B. Igel und Eichhorn, bei denen die Schlauchdrüsen über den ganzen Körper locker verstreut sind, und die Raubtiere mit im ganzen geringer Menge von Schlauchdrüsen. Der Mensch gibt durch unmerkliche Verdunstung, also ohne zu schwitzen, täglich über $1\frac{1}{2}$ l Wasser durch die Haut ab. Wenn vollends, wie beim Menschen, den Affen oder dem Pferd, die Schlauchdrüsen der Haut zu eigentlichen Schweißdrüsen[38]) geworden, also an die Regulierung der Körpertemperatur durch reichliche Wasserabgabe angepaßt worden sind, da sind die Wasserverluste wesentlich größer. In trockener Jahreszeit braucht der Mensch täglich 5—8 l Wasser; bei hoher Temperatur und trockener Luft wird ihm ein mehr als 24stündiger Wassermangel gefährlich. Dagegen können viele Säuger monatelang aushalten, ohne zu trinken, und mit dem mit der Nahrung aufgenommenen Wasser auskommen: so Mäuse und Stachelschwein, Klippschliefer (*Hyrax*), Erdferkel (*Orycteropus*), manche Antilopen (z. B. Duiker *Cephalophus mergens*, Gemsbock *Oryx capensis*, *Gazella pelzelni*). Weiterhin sind auch Lungenverdunstung, Konzentration des Harns, Wasserreichtum des Kotes für den Wasserhaushalt von Wichtigkeit; doch sind unsere Kenntnisse hier noch ungenügend. Die Wichtigkeit dieser Verhältnisse für das Verständnis der geographischen Verbreitung der Säuger ist bisher noch nicht hinreichend gewürdigt worden. Freilich können auch bei der gleichen Tierart Regulationen in Anpassung an besondere Verhältnisse eintreten. So sind z. B. die Rinder mit ihren reichlichen Schlauchdrüsen in der Haut, ihrem ständig triefenden Flotzmaul, ihrem wasserreichen Kot große Wasserverbraucher und bewohnen daher im allgemeinen feuchte Gegenden, manche Formen (Büffel) mit Vorliebe Sümpfe, fehlen aber im Steppengebiet. Und doch können sich die Hausrinder so anpassen, daß sie auf der regenarmen Halbinsel Nieder-Kalifornien tagelang ohne Schaden dursten können[39]).

Die Besonderheiten der Luft als umgebenden Mediums bewirken bei den Lufttieren mit größerer oder geringerer Notwendigkeit gewisse Eigentümlichkeiten des Baues, die damit zu gemeinsamen Eigenschaften der Luftbewohner werden, oder gestatten bestimmte Neuerwerbungen, die den Wassertieren nicht möglich waren[40]).

Ihrer geringen Dichte wegen hilft die Luft in weit geringerem Maße als das Wasser die Körperlast tragen. Dadurch wird für die Lufttiere eine größere Festigung des Körpers notwendig. Formen mit gallertiger Beschaffenheit der Leibesmasse sind ganz ausgeschlossen. Weichere Tiere müssen den Körper in seiner ganzen Ausdehnung auf den Boden stützen; aber auch sie sind fester als ihre Verwandten im Wasser, wie das bei Landplanarien, Regenwürmern oder Schnecken deutlich hervortritt. Eine freiere, unabhängigere Bewegung aber wird erst dort möglich, wo das äußere oder innere Skelett eine stärkere Ausbildung erfährt. Vom Boden abgehoben mit Hilfe gefestigter Glied-

maßen erleidet der Körper bei der Bewegung eine viel geringere Reibung an der Unterlage, während zugleich die umgebende Luft der Fortbewegung weniger Widerstand entgegensetzt als das Wasser. Andererseits wirkt die größere Belastung der Gliedmaßen beschränkend auf die Ausmaße des Körpers; denn nach statischen Gesetzen erfordert bei ähnlicher Körpergestalt die Vergrößerung der Ausmaße auf das Doppelte Stützen von mehr als doppelter Stärke. Daher stehen die luftbewohnenden Formen der mit Skelett versehenen Tierkreise, Mollusken, Gliederfüßler und Wirbeltiere, ihren wasserlebenden Verwandten an Höchstgröße allgemein nach: selbst die größte *Achatina* erreicht nicht die Ausmaße eines *Tritonium*; die Insekten und Spinnentiere bleiben selbst mit ihren Riesen, wie dem Herkuleskäfer (*Dynastes hercules*, 15 cm lang), und manchen Stabheuschrecken (z. B. *Palophus*, 25—30 cm lang) weit hinter dem Hummer (bis 38 cm lang, 1,9 kg schwer), der Languste oder gar der Riesenkrabbe *Kaempfferia kaempfferi* zurück; gegen den Blauwal von 29 m Länge und 147000 kg Gewicht ist der Elefant mit seinen 3,5 m und 4000 kg ein Zwerg, ja selbst das Gewicht des 20 m langen Riesensauriers *Brontosaurus*, das auf 38000 kg berechnet wurde, beträgt nur etwa ein Viertel davon. Dagegen stehen die Lufttiere ohne Skelett wie Landplanarien und Regenwürmer ihren wasserlebenden Verwandten nicht in gleichem Maße an Größe nach.

Die geringere Dichte der Luft im Vergleich zum Wasser ist auch daran schuld, daß es festsitzende Lufttiere kaum (Cocciden!) gibt im Gegensatz zu den Wassertieren, wo festsitzende Formen nicht selten sind. Das hängt mit der Ernährung zusammen: dem Wassertier kann das umgebende Medium die Nahrung zutragen, da kleine Lebewesen und organische Teilchen im Wasser passiv schweben können und von dem Tier durch Erzeugung einer Strömung herangebracht werden; die Luft aber kann körperliche Teilchen nur dann tragen, wenn sie in starker Bewegung ist, und das ist nur ausnahmsweise der Fall. Dieser Umstand trägt auch dazu bei, daß Lufttiere im allgemeinen dotterreiche Eier haben müssen; denn die aus dotterarmen Eiern schlüpfenden zarten Larven würden sich in der Luft nicht ernähren können. Nur wo Brutpflege stattfindet und die Eier im Mutterleib ernährt werden, können diese klein und dotterarm sein, wie bei manchen *Peripatus* und den viviparen Säugern.

Dazu kommt, daß mit alleiniger Ausnahme der Frösche, die sich darin noch wie Wassertiere verhalten, bei allen Lufttieren die Eier im Inneren des Mutterkörpers befruchtet werden. Das kann auch bei Wassertieren vorkommen, bei den Lufttieren aber ist es stets so. Denkbar wäre ja ein Verhältnis wie bei windblütigen Pflanzen, daß die gegen Vertrocknen geschützten männlichen Geschlechtszellen durch die bewegte Luft zu den Eiern hingetragen würden; aber eine solche Möglichkeit findet sich nirgends verwirklicht. Die Befruchtung der Eier im Muttertier wird allermeist durch eine Begattung bewirkt. Das bedeutet im Gegensatz zu der bei Wassertieren so verbreiteten freien Entleerung des Samens in das Wasser, wo die Spermien die Eier gleichsam aufsuchen müssen, eine große Stoff-

ersparnis auf seiten der Männchen. Daher stellen sich, weit häufiger als bei Wassertieren, sekundäre Geschlechtsmerkmale bei den Männchen ein, als Überschußbildungen auf Grund jener Ersparnisse[41]): einerseits stoffliche Mehrleistungen nach Größe, Kraft, Körperanhängen, Farbenpracht, andererseits energetische Leistungen nicht nur bei Werbung und Brunstkämpfen, sondern auch darüber hinaus besonders auf nervösem Gebiete, Leistungen, die ja ihrerseits auch auf Stoffleistungen begründet sind.

Mit dem Übergang zum Luftleben kommt es auch zu einer höheren Ausbildung der meisten Sinnesorgane. Wegen der größeren Durchsichtigkeit der Luft im Vergleich zum Wasser gewinnt das Sehorgan an Bedeutung, wenn auch keine neuen Typen eines solchen bei Lufttieren auftreten. Akkomodationsfähige Augen (Kameraaugen) sind bei den Luftwirbeltieren in der Ruhe für die Ferne eingestellt und können Gefahren früh erkennen, sie akkomodieren aktiv für die Nähe; bei den Tintenfischen und Fischen sind sie in der Ruhe für die Nähe eingestellt und akkomodieren für die Ferne, die im Wasser lichtschwache und undeutliche Bilder gibt. — Der einheitliche chemische Sinn der Wassertiere wird bei den Lufttieren durch Arbeitsteilung in Geschmackssinn und Geruchssinn gesondert, wobei für jenen flüssige, für diesen gasförmige chemische Stoffe den adäquaten Reiz bilden. Der Geruchssinn erreicht, bei der leichten Verschiebbarkeit der Luftteilchen und der dadurch bedingten schnellen und weiten Verbreitung der Riechstoffe in der Luft, bei manchen Lufttieren (vielen Insekten, den meisten Säugern) eine hervorragende Bedeutung für die gesamte Orientierung, die zum Teil den Gesichtssinn an Bedeutung zurücktreten läßt und besonders für Nachttiere und Höhlenbewohner wichtig wird. Da Schmeck- und Riechorgane mit lebendem Protoplasma ihrer Sinneszellen bis an die Oberfläche reichen müssen, sind sie bei Lufttieren der Gefahr des Vertrocknens ausgesetzt und werden bei den Luftwirbeltieren in der Weise geschützt, daß sie in besondere Gruben und Höhlen versenkt und dort durch Drüsensekrete feucht erhalten werden, während bei Wassertieren, auch bei den Fischen, die chemischen Sinnesorgane auf der ganzen Oberfläche verbreitet sein können. Eine Neuerwerbung bei Lufttieren sind Gehörorgane; man findet sie nur bei Insekten und Luftwirbeltieren, vielleicht auch bei Spinnen; primären Wassertieren, auch den Fischen, fehlen sie. — Sinneswahrnehmungen auf so weite Entfernungen, wie sie bei Lufttieren möglich sind, werden bei Wassertieren nicht beobachtet: die Männchen mancher Schmetterlinge werden kilometerweit durch den Duft der Weibchen herangelockt; manche Steppensäuger wittern frisch gefallenen Regen auf viele Kilometer; der Geier sieht das Aas auf überaus weite Entfernungen; das Geschrei der Papageien leitet Affen aus weiter Ferne zu einzelstehenden Bäumen mit reifen Früchten.

Die viel geringere Leitfähigkeit der Luft für Wärme im Vergleich zum Wasser ist es, was die Entstehung eigenwarmer Tiere unter den Lufttieren ermöglicht hat. Allerdings kommen einige eigenwarme Tiere (Pinguine, Wale, Robben) auch im Wasser vor, aber als

sekundäre Wassertiere, mit besonders hoch ausgebildetem Wärmeschutz. Eigenwarme Tiere werden durch die Stoffwechselwärme bis zu gewissen Grenzen von der Außentemperatur unabhängig gemacht; das ermöglicht ihnen das Leben in Zonen und zu Zeiten, wo andere Lufttiere in Kältestarre verfallen. Die gleichmäßige optimale Binnentemperatur bewirkt außerdem Beschleunigung der Nervenleitung, Verkürzung der Latenzzeit bei der Muskelkontraktion, Beschleunigung der Verdauung — alles in allem eine Steigerung der Lebensvorgänge.

Alles das wirkt zusammen, die Lufttiere auf eine Stufe intensiverer Lebenstätigkeit und mannigfacherer Gebarung zu heben als die, auf der im allgemeinen die Wassertiere stehen bleiben. Das findet auch seinen Ausdruck in der von manchen erreichten hohen Ausbildung des zentralen Nervensystems und der von ihm ausgehenden Lebensäußerungen, der Instinkte. Nur Cephalopoden und Krabben unter den Wassertieren lassen sich in dieser Hinsicht einigermaßen mit Lufttieren vergleichen. Aber soziale Tiere im eigentlichen Sinne, wie sie unter den Insekten, den Vögeln und den Säugern auftreten, finden sich nirgends unter den primären Wassertieren. So hat das tierische Leben, wenn es auch seine Heimat im Wasser hat, doch erst in der Luft den Höhepunkt seiner Entfaltung erreicht.

Im Gegensatz zu der großen Gleichförmigkeit der Lebensbedingungen im Wasser, besonders im Meere, wo nur die verhältnismäßig geringen Temperaturschwankungen (höchste Amplitude 26°, aber am gleichen Ort nicht über 20°), die Verschiedenheiten in der Wasserbewegung und in der Beschaffenheit des Untergrundes Unterschiede bewirken, herrscht in der Luft ein viel weiterer Spielraum für den Wechsel der Lebensbedingungen. Die viel größeren Unterschiede der Temperatur, die weit unter den Gefrierpunkt des Wassers sinken und bis +40° steigen kann, und die im Wasser natürlich ausgeschlossenen Unterschiede der Feuchtigkeit, die in dem ausgesprochenen Wechsel der Jahreszeiten zutage treten, verlangen viel mannigfachere Anpassungen; die gewaltigen Unterschiede der Bodenbeschaffenheit greifen tief in das tierische Leben ein, die Wirkungen des Bodenreliefs sind wegen ihrer Verbindung mit klimatischen Verschiedenheiten auffälliger; die Trennung der Landgebiete durch Wasser steht in scharfem Gegensatz zum ununterbrochenen Zusammenhang der Ozeane. Alles das zusammen bewirkt für die Lufttiere eine viel größere Mannigfaltigkeit in den Anpassungen und den besonderen Entwicklungsrichtungen und befördert in hohem Maße die Artumbildung, sowohl räumlich wie zeitlich. Dadurch erklärt es sich, daß die Artenzahl der Lufttiere so viel größer ist als die der Wassertiere (4:1), und daß die Gattungen der Wassertiere zeitlich so viel weiter zurückreichen als die der Lufttiere, daß die Umbildung bei den Lufttieren viel schneller eintritt, daß ihre Arten kurzlebiger sind als die der Wassertiere. Die ältesten jetzt lebenden Tiergattungen (z. B. der Brachiopod *Lingula* und die Schnecke *Pleurotomaria* vom Silur bis jetzt) gehören zu den Wassertieren. So reichen die Wurzeln unserer heutigen Landschnecken bis zum Eocän, die der Süßwassermollusken aber bis tief in die Kreide zurück[42]). Von

Gliederfüßlern lassen sich viele Krustazeengattungen bis in mesozoische Zeiten zurückverfolgen; von den noch lebenden Cirrhipedien begegnet uns *Pollicipes* schon im oberen Jura, *Scalpellum* in der Kreide, von zehnfüßigen Krebsen ist *Callianassa* auch schon im obersten Jura, *Palinurus, Nephrops* und wahrscheinlich auch *Homarus* schon seit der Kreide belegt[43]). Dagegen gehen die Gattungen der Insekten nur bis in das Tertiär zurück, während man im Jura fast ausnahmslos fremde Gattungen, meist sogar fremde Familien findet[44]). Noch auffälliger ist das für die Wirbeltiere. Während die Fischgattungen sich seit der Kreidezeit verhältnismäßig wenig verändert haben (*Ceratodus* kommt schon in der Trias vor, viele noch lebende Selachiergattungen in Jura und Kreide, Knochenfische wie *Clupea, Beryx* von der oberen Kreide an, viele andere Gattungen vom Eocän an), haben sich die Reptilien seit der Kreidezeit sehr verändert und reichen die Gattungen der lebenden Säuger nur selten bis ins Miocän zurück. So erscheint es also, daß die Lebensbedingungen in der Luft für Umbildung der Gattungen und Arten förderlicher sind als die im Wasser.

Dank den im Zusammenhang mit dem Luftleben erworbenen günstigen Eigenschaften bot sich den Lufttieren im Wasser ein Gebiet, wo sie keine ebenbürtigen Konkurrenten zu fürchten brauchten. So erklärt sich die Rückanpassung der Lufttiere an das Wasser, die Entwicklung sekundärer Wassertiere. Im Meere sind es hauptsächlich Wirbeltiere, die wieder zum Wasserleben übergegangen sind, teils wechselwarme, wie Schildkröten und Seeschlangen in wärmeren Meeren, teils eigenwarme wie Alke und Pinguine, Seeotter, Robben, Wale und Sirenen. Meeresinsekten gibt es nur ganz wenige; Spinnentiere im Meerwasser sind die Meermilben (Halacarinen). Im süßen Wasser dagegen sind viele Insekten (für das ganze Leben oder wenigstens für das Larvenleben), manche Spinnentiere (*Argyroneta,* Hydrachniden), viele Lungenschnecken, eine Anzahl Reptilien (Krokodile, Schildkröten und einige Schlangen) und wenige Säuger (z. B. Biber, Fischotter) zum Wasserleben zurückgekehrt. Dabei ist aber die Luftatmung, die ja das Übergewicht der Lufttiere über die Wassertiere zum großen Teil bedingt, fast durchweg beibehalten; nur bei den Wassermilben und den durch Tracheenkiemen atmenden Insektenlarven wird der Sauerstoff wieder dem Wasser entnommen. Hier und da sind freilich wiederum kiemenartige Organe als Nebenapparate der Atmung neben den Lungen aufgetreten, so bei jenen Amphibien, die in Larventracht geschlechtsreif werden (Axolotl, vielleicht alle Perennibranchiaten) als echte Kiemen und bei manchen Seeschildkröten und Seeschlangen als oberflächliche Blutkapillarnetze im Munde und auf den Kiefern. Für die Fortpflanzung bleiben die amnioten Wirbeltiere unter den sekundären Wassertieren an die Luft gebunden, mit Ausnahme einiger viviparer Formen (Seeschlangen, Wale, Sirenen); Schildkröten und Krokodile legen ihre Eier am Lande ab, die Vögel brüten am Land, und selbst so stark angepaßte Wassersäuger wie die Robben suchen zur Brunstzeit das Land auf.

Literatur.

1) L. Döderlein, Z. Anz. 40, S. 85—93. — 2) *Rütimeyer, Grenzen der Tierwelt, S. 19. — 3) Arch. de Biol. 20, S. 709—737. — 4) Arch. (Anat. u.) Physiol. 1901, Suppl. S. 109. — 5) A. Herfs, AfProtkde. 44, S. 256. — 6) M. Zuelzer, S.B. Ges. Natf. Fr. 1907, S. 90—94. — 7) A. Rogenhofer, Verh. Zool.-bot. Ges. Wien 55, S. 11. — 8) Verh. phys.-med. Ges. Würzburg 36, Nr. 5, S. 277—295. — 9) Kükenthal in *Fauna arct. 1, S. 201. — 10) A. J. Schilling, Flora 78, S. 280—360. — 11) H. Gran bei *Murray and Hjort, Ocean, S. 317. — 12) P. Portier und M. Duval, C. R. 175, S. 1105f. — 13) *Ergebn. 2, S. 533. — 14) Cooke, *Cambr. Nat. Hist., Molluscs, S. 305. — 15) *Ergebn. 2, S. 528ff. — 16) *Engelhardt, Selachier, S. 83. — 17) A. Günther, Proc. Z. Soc. 1870, S. 824. — 18) M. A. Tollinger, ZJb. Syst. 30, S. 247. — 19) N. Knipowitsch, Bull. Ac. Sc. St. Pétersbourg 1895, Dez. Teil 3, Nr. 5. — 20) *Fauna arctica 1, S. 38. — 21) Abh. Ak. Wiss. Berlin 1905, 34 S. — 22) N. Zograf, C. R. 3. congr. int. Zool. Leyde 1895, S. 183ff. — 23) *Jordan and Eversmann, Fishes 1, S. 487. — 24) K. Dahl, Int. Rev. Hydrob. 2, S. 767. — 25) Day in *Blanford, Fauna of India 1, S. 483. — 26) A. J. Malmgren, A. f. Natg. 30, S. 263f. — 27) *P. Schulze, Biologie 3, S. 26. — 28) A. Giard, C. R. 6e Congr. Int. Zool. Berne 1904, S. 628. — 29) J. E. V. Boas, ZJb. Syst. 4, S. 793—805. — 30) F. Heincke, Naturgesch. des Herings 1898, 1, S. 20. — 31) Nature 30, S. 163 und 574. — 32) A. Herfs, A. f. mikr. An. 96, S. 29ff. — 33) W. Herold, ZJb. An. 35, S. 490 und 492. — 34) Cooke in *Cambr. N. H., Molluscs, S. 37ff. — 35) *Spencer and Gillen, Australia, S. 59ff. — 36) *Saville Kent, Naturalist, S. 126. — 37) *Brehm, Vorträge, S. 117f. — 38) P. Schiefferdecker, Biol. Cbl. 37, S. 554f. — 39) A. Heim, Ztschr. Ges. Erdkde 1916, S. 10. — 40) L. Döderlein, Z. Anz. 40, S. 85—93. — 41) *Hesse und Doflein, Tierbau 1, S. 489ff. — 42) *Kobelt, Studien 1, S. 150. — 43) *v. Zittel, Grundzüge 1, S. 524, 562f. — 44) A. Handlirsch, Mitt. geol. Ges. Wien 3, S. 504f.

V. Die Ausbreitungsschranken und ihre Überwindung.

Die überaus schnelle Vermehrung der Lebewesen bringt es mit sich, daß sie sich nach allen Seiten ausbreiten und das Gebiet, das sie besetzt halten, ständig zu erweitern „streben“. Keine Stelle, die nur irgendwie geeignet ist, Leben zu beherbergen, bleibt unbesetzt. Von der Oberfläche des Korallenriffs, das eben beginnt, sich über den Spiegel des Weltmeeres zu erheben, bis zu den dunklen kalten Tiefen hinab, von den Rändern des Vulkankraters bis zu den einsamen Felsklötzen, den „Nunatakers“, die inmitten des polaren Inlandeises aufragen, fehlt es nirgends an Leben. Trotz der Ungunst der Bedingungen, in schwerem Ringen, siedelt sich, kümmerlich und gering, etwas Pflanzenwuchs an, und ihm folgt ein nicht minder spärliches Tierleben.

Wenn irgendwo durch eine Katastrophe, wie Überschwemmung oder Vulkanausbruch, das Leben vernichtet wurde, da findet sich alsbald Ersatz. Am 26. August 1883 wurde durch einen gewaltigen Ausbruch die kleine (33,5 km² große) Vulkaninsel Krakatau, 41 km

östlich von Java, teils versenkt, teils so dick mit Asche und Bimstein bedeckt, daß keine Pflanze und kein Tier mehr übrig waren. Schon nach 3 Jahren zeigte sich der Boden reichlich mit Cyanophyceen durchsetzt und dadurch für höheres Pflanzenleben vorbereitet; 11 Arten Farne und 15 Arten Blütenpflanzen wurden gefunden. Ein Besuch 1897 zeigte weitere Fortschritte: 12 Farne und 50 Blütenpflanzen waren angesiedelt. Im Jahre 1906 ergab eine neue Untersuchung 114 Pflanzenarten, deren Zusammenstellung von der zuerst gefundenen Flora stark abwich. Den Pflanzen waren auch schnell Tiere gefolgt. 1889 schon fand sich eine ganze Anzahl Arthropoden: Spinnen, Fliegen, Wanzen, Käfer und Schmetterlinge, und selbst eine Eidechsenart (*Varanus bivittatus*) war vorhanden. Ein Besuch im Jahre 1908, also nur 25 Jahre nach dem Ausbruch, gab eine Ausbeute von 263 Tierarten, wovon 240 zu den Arthropoden gehören; auch Landschnecken wurden in vier Arten gefunden; zwei Arten Reptilien und 16 Vogelarten bildeten den Bestand an Wirbeltieren. Die neueste Untersuchung in den Jahren 1920—21 lieferte 573 Tierarten, darunter 1 Schlange (*Python reticulatus*), 26 Brutvögel und 3 Säuger (2 Fledermäuse und *Rattus rattus*). Die nächste, durch den Ausbruch nicht zerstörte Insel, Sibesia, ist 18,5 km entfernt; also mindestens über eine solche Strecke müssen durch Wind und Wellen und andere Beförderungsmittel die neuen Bewohner hergebracht worden sein [1]).

Aber die Ausbreitungsmöglichkeit der Pflanzen und Tiere ist nicht unbeschränkt, und die Ausbreitung schreitet nicht bei allen Lebewesen und nach allen Seiten mit gleichem Erfolg voran. Es sind ihr bestimmte Schranken gesetzt durch die physikalischen und die organischen Bedingungen der Umgebung und durch die Beschaffenheit des Lebewesens selbst; sie hängt einerseits ab von den Ausbreitungshindernissen, die sich bieten, andererseits von den Ausbreitungsmitteln, über die jeweils der Organismus verfügt. So kommt es, daß sich bestimmte Gesetzmäßigkeiten herausstellen, und daß sich oft gewisse Wege finden lassen, auf denen in der Hauptsache die Ausbreitung vor sich geht. Diese sind aber nicht für alle Tiere gemeinsam, sondern sie sind bedingt und wechseln, entsprechend der Verschiedenheit der ökologischen Valenz und der Ausbreitungsmittel, nach den Tierklassen und -ordnungen, ja manchmal sogar nach Gattungen und Arten. Ausbreitungsschranken und Ausbreitungsmittel sind vor allem verschieden, je nachdem es sich um Wassertiere oder Lufttiere handelt; unter den Wassertieren wiederum liegen die Verhältnisse für Meeresbewohner ganz anders als für Tiere der Binnengewässer.

a) Ausbreitungsschranken und -mittel der Meerestiere.

Das Meer bildet eine einzige große zusammenhängende Wassermasse, die durch die Festländer nur unvollkommen in einzelne Abschnitte zerteilt wird, ohne daß scharfe Grenzen zwischen diesen vorhanden sind. Nur wenige kleine Becken sind schärfer gesondert, wie das Mittelmeer, die Ostsee u. a.; aber auch diese sind durch Meerengen

mit dem Weltmeer verbunden. So ist die Menge der Ausbreitungshindernisse im Meere am geringsten. Daher kommt z. B. unter den sonst luftbewohnenden Säugern weltweite Verbreitung nur in der Reihe der meerbewohnenden Wale vor, so beim Pottwal (*Physeter macrocephalus*), dem Schnabelwal (*Ziphius cavirostris*) oder dem Schwertwal (*Orca orca*).

Natürlich bilden die Landmassen, die sich zwischen die Ozeane einschieben, für Wassertiere unübersteigliche Hindernisse, selbst wenn sie nur schmal sind wie die Landengen von Panama oder von Suez. Aber die Landmassen können umgangen werden. Die Unregelmäßigkeiten des Bodenreliefs, wie Höhenrücken, Abgründe und Spalten, treten zwar auf dem Meeresgrunde weniger schroff hervor als auf dem Lande; immerhin aber werden sie an manchen Stellen für Bodentiere Schranken bilden; den Schwimmern und Schwebtieren aber bieten sie kein Hindernis.

Dagegen setzt die Temperatur für viele stenotherm wärmeliebende Tiere des Meeres der Ausbreitung eine Grenze. Die warmen Teile der Meere sind durch kalte Abschnitte in der Umgebung der Pole voneinander getrennt; wenn auch der Indik und Pazifik ununterbrochen zusammenhängen, so ist doch der Atlantik von ihnen durch kältere polare Gewässer geschieden. Daher fällt die Ähnlichkeit der Meerestierwelt, für Fische ebenso wie für Wirbellose, von den ostafrikanischen Küsten durch den ganzen Indik bis tief in das tropische Polynesien hinein auf; unter den Schnecken und Muscheln z. B. bleiben sich die meisten Gattungen und sehr viele Arten in dieser weiten Ausdehnung gleich; dagegen weicht die Fauna des Atlantik davon wesentlich ab [2]). Von den 160 Arten Rundkrabben (*Cyclometopa*) des Roten Meeres kommen nur sehr wenige (2) auch in westlichen Meeren vor, während sie im übrigen meist mit denen des Indik bis weit hinaus in den Pazifik übereinstimmen [3]). Stenotherm kälteliebende Tiere dagegen haben, was die Temperatur angeht, ein völlig zusammenhängendes Wohngebiet, da nach der Tiefe zu die Temperatur schnell sinkt und in mehr als 2000 m Tiefe auch in den Tropen selten höher kommt als 3°; die kalten Meere der beiden Pole sind also durch die kalten Tiefengewässer verbunden.

Für stenobathe, das heißt in ihrem Tiefenvorkommen beschränkte Tiere des Uferbezirks sind ferner größere Meerestiefen ein Ausbreitungshindernis; sie können nur an der Küste entlang wandern. Wenn ihnen dort dann thermische Schranken die Ausbreitung wehren, so sind sie in der Tat in ihrer Verbreitung ziemlich beschränkt. So gibt es, mit Ausnahme weniger Tiere der Hochsee, des Brackwassers und der großen Tiefen, kaum eine Art mariner Metazoen, die der Ost- und Westküste Afrikas unter den Tropen gemeinsam wäre [4]). Dagegen sind eurytherme Schwimmer des freien Meeres ohne irgendwelche Schranke, und manche von ihnen finden sich daher in allen Meeren, wie die Schizopodenkrebse *Euphausia pellucida* und *Eucopia australis*, der Rauhhai (*Rhinodon typicus*) oder die oben genannten Wale.

Der Salzgehalt des Meerwassers schwankt im allgemeinen nur innerhalb enger Grenzen. Wo Nebenmeere mit reichem Süßwasser-

zufluß einen niedrigeren Salzgehalt haben, sind damit viele Bewohner des benachbarten Weltmeeres von ihnen ausgeschlossen, wie das bei der Ostsee auffällig hervortritt. Auch die Aussüßung des Oberflächenwassers in der Nähe der Mündungen großer Flüsse kann für Küstenbewohner geringer Tiefen ein Ausbreitungshindernis bilden; so findet sich z. B. von den Seeigeln des patagonischen Gestades keine Art jenseits der La Plata-Mündung [5]).

Die Ausbreitungsmittel der Meerestiere sind beschränkter als die der Lufttiere. Flieger gibt es nicht unter ihnen (die Flugstrecken „fliegender" Fische kommen für die Überwindung von Ausbreitungshindernissen nicht in Betracht); alle sind sie an die Bewegung innerhalb des Wassers gebunden. Aber auch im Wasser sind viele an die Stelle gebannt, dem Untergrund völlig festgeheftet, wie Korallen, Moostierchen, Austern, oder doch in ihrer Ortsbewegung sehr beschränkt, wie Aktinien und manche Muscheln. Viele Meerestiere sind in ihrer Ortsbewegung auf den Boden angewiesen, wo sie sich kriechend (Würmer, Schnecken u. a.) oder laufend (Krebse) mehr oder weniger schnell fortbewegen können. Am freiesten sind jene, die sich ins offene Wasser erheben können, sei es schwebend oder aktiv schwimmend. Je größer die Schwimmfähigkeit ist, um so geringer sind die Schranken, die sich der Ausbreitung der Meeresbewohner bieten. Dagegen sind die schwebenden Meerestiere, die Planktontiere, auf die passive Fortbewegung durch Strömungen angewiesen.

Eine passive Ausbreitung kommt bei Meeresbewohnern fast nur für die Oberflächentiere in Betracht. Denn nur an der Oberfläche wirken im allgemeinen die Strömungen, wie sie durch Mondanziehung, durch beständig wehende Winde oder durch Unterschiede in der Erwärmung des Wassers hervorgerufen werden. Die großen Strömungen der Meeresoberfläche machen sich bis in Tiefen von 130—150 m bemerkbar, und die Wellenbewegungen reichen bis in viel bedeutendere Tiefen hinab. Durch solche Wasserbewegungen werden die schwachen Schwimmer und vor allem die großen Massen der Schwebtiere verbreitet, bei denen der Antrieb nur hinreicht, das Sinken zu verhindern, nicht aber, sich im Wasser unabhängig von dessen Eigenbewegung fortzubewegen. So werden durch den Golfstrom viele Schwebtiere aus den warmen Teilen des Atlantik bis in die Gegend von Spitzbergen nach Norden verschleppt. Durch vertikale Bewegungen können Schwebtiere sich der Einwirkung der Strömung entziehen oder auch, aus der Tiefe aufsteigend, sich ihr ausliefern. So sind die Strömungen das wichtigste Mittel für die Ausbreitung der Schwebtiere.

Von besonderer Bedeutung sind die Strömungen für die Ausbreitung festsitzender Meerestiere, denen freibewegliche Jugendzustände zukommen. Freilich werden auf diese Weise Uferformen nicht selten an Stellen verschleppt, wo sie sich wegen zu großer Wassertiefe nicht weiter entwickeln können und daher zugrunde gehen müssen. Von vielen Tieren größerer Tiefen steigen Eier oder Larven an die Oberfläche auf, um sich im durchleuchteten Teil des Meeres zu entwickeln, so von vielen Krebstieren (Euphausiden, Penaeiden) und Tiefseefischen

(z. B. Muraeniden, Scopeliden)[6]; für die Ausbreitung dieser Tiere ist das natürlich günstig, weil die Larven in den Bereich der Strömungen kommen. Daß z. B. von den *Discina-* und *Lingula-*Arten unter den Brachiopoden nur eine, *D. atlantica*, weltweit verbreitet ist und in allen Ozeanen an weit auseinander gelegenen Stellen beobachtet wurde, erklärt sich einmal aus dem Aufsteigen ihrer freischwimmenden Larve, andererseits aber daraus, daß diese Art eine ausgesprochene Tiefenform ist, und die Larve überall, wo sie in die Tiefe sinkt, zusagende Lebensbedingungen findet[7]).

Für die Strecken, die dabei zurückgelegt werden, ist, neben der Geschwindigkeit der betreffenden Strömung, die bei den verschiedenen Formen sehr wechselnde Dauer des freilebenden Larvenzustandes maßgebend. So erfolgt bei dem Brachiopoden *Terebratulina septentrionalis* nach Blochmanns[7]) Zuchtversuchen die Festsetzung der Larve nach 10—12 Tagen; die Zoëen der höheren Krebse leben 25—30 Tage als Larven; Stachelhäuter-Larven können sehr lange (20—60 Tage) bis zur Metamorphose im Wasser treiben. Dagegen erscheint das Larvenleben der Trochophora bei Ringelwürmern und Weichtieren weit kürzer (4—5 Tage), ebenso das der Planula-Larven von Korallen und Aktinien und der Müllerschen Larven der Strudelwürmer[8]). So haben fast alle Heuschreckenkrebse (Stomatopoden), im ausgewachsenen Zustande langsame Bodentiere, eine weite Verbreitung, da sie langdauernde Larvenzustände mit vorzüglicher Schwebfähigkeit besitzen; *Gonodactylus chiragra* z. B. kommt in allen Meeren vor, *Squilla cruposa* an den Küsten von Nordamerika und Afrika[9]).

Aber selbst die erwachsenen Zustände festsitzender Tierarten können durch Strömungen verschleppt werden, wenn sie sich an einer beweglichen Unterlage festheften. Entenmuscheln (*Lepas*) und Seepocken (*Balanus*) findet man an treibenden Holzstücken; auch die Muschel *Dreissena* kann sich mit ihren Byssusfäden an Holz anheften; selbst Riffkorallen (*Pocillopora*) hat man an einem schwimmenden Bimsteinstück von 9 cm Durchmesser angeheftet gefunden[10]).

Auch Verschleppung von Meerestieren durch lebende Träger kommt vor. Die Schiffshalter (*Echeneïs, Remora*), Fische, die sich mit großen Haftscheiben an Walen und Haien festsaugen und von ihnen weite Strecken forttragen lassen, sind mit 10 Arten durch die ganzen tropischen und warmen Meere verbreitet, obgleich ihre eigene Schwimmfähigkeit nicht bedeutend ist.

Schließlich werden manche Meerestiere auch durch den Schiffsverkehr verschleppt. So ist die amerikanische Aktinie *Sagartia luciae* zunächst an der amerikanischen Ostküste von Süden her nach New Haven (Connecticut) und Boston eingeschleppt und von dort nach Europa (1896 Plymouth, 1920 Büsum) gelangt[11]).

b) Ausbreitungsschranken und -mittel der Süßwassertiere.

Für Süßwassertiere liegen die Ausbreitungsbedingungen wesentlich ungünstiger als für Meerestiere. Die stehenden Süßwasser-

ansammlungen sind durchweg voneinander durch mehr oder weniger breite Landstreifen geschieden. Die Flüsse sind zwar meist mit dem Meere im Zusammenhang; aber der Übergang aus einem Flußsystem in das andere ist auf diesem Wege nicht leicht, denn das Meer ist für die meisten Süßwasserbewohner eine ebenso wirksame Schranke wie das Land. Solche Süßwassertiere, für die das nicht gilt, haben dann oft eine sehr weite Verbreitung. Der Flußaal, der sich im Meere fortpflanzt und dessen Larve von dort in die Flüsse einwandert, hat ein ungeheures Verbreitungsgebiet: beide Ufer des Atlantik von der Breite Westindiens bis zu den Finmarken und die Westgestade des Pazifik von Japan bis Neuseeland. So sind die allermeisten Gattungen der Süßwasserfische Afrikas verschieden von denen Südamerikas; nur solche, deren Angehörige in das Meer eintreten können, stimmen auf beiden Seiten des Atlantik überein, z. B. *Arius*[12]. Benachbarte Flußsysteme unterscheiden sich daher durch ihre Tierwelt oft recht deutlich, besonders wenn sie in verschiedene Meere münden, und die Wasserscheiden bilden dann die Trennungslinien dieser Faunen; so unterscheidet sich das Donaugebiet von dem des Rheins durch die Verschiedenheit der Wanderfische, die in der Donau durch Sterlet (*Acipenser ruthenus*) und Huchen (*Salmo hucho*), im Rhein durch Stör (*A. sturio*) und Lachs (*S. salar*) vertreten sind, während der Aal und die Alse (*Alausa alosa*) in der Donau fehlen, und ferner durch das Fehlen der Stichlinge (*Gasterosteus*) und das Vorkommen zahlreicher östlicher Fischarten (*Abramis sapa, Leuciscus virgo, Gobio uranoscopus, Acerina schraetser, Perca volgenses, Aspro zingel, A. asper* u. a.) in der Donau.

Die Ausbreitung innerhalb eines stehenden Gewässers freilich erfährt kaum irgendwelche Hindernisse. In den fließenden Gewässern dagegen ist die Strömung von großer Bedeutung. Durch starke Strömung wird die Ausbreitung stromaufwärts erschwert; am leichtesten können die am Boden sich bewegenden Formen (Schnecken, Aal) und die kräftigen Schwimmer unter den Fischen (z. B. Salmoniden) ihr entgegen aufsteigen. Für Schwebtiere dagegen ist selbst geringe Strömung schon hinderlich; so beherbergen in den Havelseen die tiefer gelegenen meist zahlreichere Formen des Wasserflohs *Bosmina coregoni* als die höheren, da eine Ausbreitung wohl mit der Strömung, aber nicht gegen sie möglich ist[13]). Wasserfälle und Stromschnellen bilden daher ausgesprochene Ausbreitungsgrenzen. Der Lachs vermag den Rheinfall nicht zu überschreiten, fehlt also im Bodensee und im Gebirgsrhein; oberhalb des Trollhättanfalles (Schweden) gab es früher keine Aale, weder im Venernsee noch in einem der dorthin strömenden Wasserläufe, weil die Aalbrut den Wasserfall nicht zu überwinden vermag; das hat sich geändert mit der Erbauung von Schleusen am Fall zu Beginn des 19. Jahrhunderts[14]).

In den Binnengewässern hat daher die passive Ausbreitung der Tiere eine sehr große Bedeutung. Häufig sind Fische, die einzigen kräftigen Schwimmer im Süßwasser, als Träger anderer Tiere dienstbar. So heften sich die Larven unserer Fluß- und Teichmuscheln (*Unio, Anodonta*) den Fischen verschiedener Arten an Flossen und

Schuppen an, leben dort eine Zeitlang parasitisch und werden dabei auch verschleppt. In die Flüsse des indischen Archipels bringen die dort zahlreich einwandernden Meeresfische auch die an ihrer Haut und ihren Kiemen dauernd oder zeitweilig schmarotzenden Asseln mit. So ist *Rosinella typus,* eine Cymothoide, aus dem Golf von Bengalen, dem Kapuasfluß in Borneo und dem See von Singkarah bekannt; sie verläßt nachweislich den Fisch zeitweise und hält sich auf dem Boden auf, um dann einen neuen Fisch, gegebenenfalls eine Süßwasserform, zu befallen. Auch Bopyriden, die an Meereskrebsen (*Palaemon* u. a.) schmarotzen, werden von ihren Wirten in die Flüsse eingeschleppt und siedeln sich dort an [15]).

Häufiger und wirksamer ist die passive Ausbreitung von Süßwassertieren durch Flugtiere. Am meisten kommen Vögel als Überträger in Betracht. An den Füßen, dem Gefieder, dem Schnabel und der Zunge von Schwimm- und Stelzvögeln kleben Eier und Dauerzustände von Süßwassertieren an. Durch unmittelbare Beobachtung ist solche Verschleppung für Rhizopoden, Statoblasten von Moostierchen, Wintereier von Cladoceren, Fadenwürmer, Rädertiere u. dgl. nachgewiesen [16]). Auch Schneckenlaich wurde an den Füßen von Vögeln haftend gefunden (Tristram). Für Laich von Fröschen und Kröten ist durch Versuche nachgewiesen, daß er bei niederer Temperatur und nebligem Wetter auch in kleinen Portionen längere Zeit (bis 4 Tage) an der Luft verweilen kann, ohne daß seine Entwicklungsfähigkeit eine stärkere Einbuße erleidet [17]), daß also die Bedingungen für eine Verschleppung günstig sind. Teichmuscheln klemmen sich zuweilen an den Schwimmhäuten von Enten fest und können verschleppt werden, falls sie nicht zu groß sind [18]). Aber auch durch Wasserinsekten können Verschleppungen von Gewässer zu Gewässer vermittelt werden. An Wasserkäfern und Wasserwanzen haften die Larvenzustände von Wassermilben (Hydrachniden) als Schmarotzer und werden von ihnen auf den Luftreisen mitgenommen. Mehrfach wurden Schnecken der Gattung *Ancylus* auf den Flügeldecken von Käfern festgeheftet gefunden [19]). Auch kleine Muscheln sind schon an Insekten angeklemmt getroffen worden; so trug wiederholt unser gut und weit fliegender Gelbrand (*Dytiscus marginalis*) *Sphaerium* an den Beinen [20]), und an einer Wasserwanze anhängend wurde eine Erbsenmuschel (*Pisidium*) gefunden. Ebenso wird der kleine Muschelkrebs *Cyclocypris laevis* durch fliegende Wasserinsekten, an deren Beine er sich klammert, von Ort zu Ort geschleppt [21]). Für Meerestiere kommt solche Übertragung bei dem Zusammenhang der Meeresteile viel weniger in Betracht; für Süßwassertiere ist sie wichtig bei der Zerstückelung ihres Wohngebietes.

Seltsamerweise kommen auch Fälle vor, daß Süßwassertiere durch Wirbelwinde in die Luft gehoben werden und an anderen Orten niederfallen. Am 9. August 1892 wurde in Paderborn eine gelbe trichterförmige Wolke beobachtet, die durch ihre Farbe und die Schnelligkeit ihrer Bewegung die Aufmerksamkeit auf sich zog; nach wenigen Minuten zerbarst sie unter Donner und wolkenbruchartigem Regen und unmittelbar danach fand man das Pflaster bedeckt mit zahlreichen

Anodonta anatina, alle mit zerbrochenen Schalen. Die Wolke war wahrscheinlich aus einem als muschelreich bekannten Gewässer bei Paderborn durch einen Luftwirbel emporgehoben worden. So sind bei uns auch schon Fische und Frösche verschleppt, wie Berichte aus Pommern und Mecklenburg bezeugen[22]). Häufiger als in gemäßigten Breiten kommen solche Ereignisse in den Tropen vor; Tennent[23]) führt nicht weniger als sieben Fälle von „Fischregen" aus Indien an und Gardner[24]) berichtet Ähnliches aus Südkarolina.

c) Ausbreitungsschranken und -mittel für Lufttiere.

Eine besonders tiefgreifende Bedeutung haben die Ausbreitungsschranken für die Lufttiere. Während die großen Meere alle in ununterbrochenem Zusammenhang stehen, sind die großen Ländermassen durch das Meer in mindestens drei gewaltige Blocks getrennt, Eurasien + Afrika, Nord- + Südamerika, Australien, und dazu kommt noch eine Menge großer und kleiner Inseln, die, rings vom Meere umgeben, ganz von jedem anderen Land gesondert sind. So bildet das Meer das Haupthindernis für die freie Verbreitung der Lufttiere über die Erde. Nur an wenigen Stellen wird in den polaren Meeren diese Trennung dadurch zeitweise aufgehoben, daß sich in harten Wintern Eisbrücken bilden, z. B. zwischen der Insel Sachalin und dem Festland, oder zwischen den polaren Inseln Nordamerikas. Aber im allgemeinen wirkt die Trennung durch das Meer für die Tierverbreitung bestimmend, und schmale Meeresarme genügen, um ganz verschiedene Faunen voneinander zu scheiden, wie das Meer zwischen Madagaskar und Afrika (400 km breit).

Flüsse kommen als Ausbreitungshindernisse weit weniger in Betracht. So gewaltige Ströme wie der Amazonas und seine Nebenflüsse sind zwar wichtige Grenzscheiden, z. B. für manche Urwaldvögel oder Schmetterlinge. Der La Plata bildet die Südgrenze für das Wasserschwein *(Hydrochoerus)* und die Nordgrenze für das Viscacha *(Lagostomus)*[25]), und der südrussische Dnjepr scheidet Perlziesel *(Citellus suslica)* vom gewöhnlichen Ziesel *(C. citellus)*[26]). Aber besonders für niedere Tiere haben Flüsse oft eher eine verbindende als eine trennende Bedeutung. In der Molluskenfauna auf dem Nord- und Südufer des Ganges oder des Amazonas ist kein wesentlicher Unterschied. Die Hochwasser bringen Verschiebungen des Flußbetts, schaffen und zerstören Inseln; Waldstücke vertauschen passiv das Ufer und mit ihnen ihre Tierwelt. Der Hoangho z. B. hat in den letzten 2500 Jahren seinen Unterlauf neunmal völlig geändert und sich neue Bahnen gegraben. Losgerissene Bäume und Wurzelstöcke bilden für manches Tier ein Fahrzeug zur unfreiwilligen Überquerung des Stromes[27]). So werden Jaguare und Pumas häufig durch solche Flöße über den La Plata geführt. — Kleine Flüsse sowie die stehenden Binnengewässer sind vollends ohne Bedeutung als Ausbreitungsschranken.

Den Meeren stellen sich als Ausbreitungshindernisse Gebirge und Wüsten gleichwertig an die Seite; ja sie sind in mancher Be-

ziehung noch wirksamere Schranken, weil mit ihnen klimatische Abweichungen auf das engste verknüpft sind. Das Meer als solches stellt, wenn es nicht zu breit ist, für Flugtiere keine Ausbreitungsschranke dar; es wirkt ausgleichend auf Temperaturunterschiede und bildet nirgends eine scharfe Klimascheide. Dagegen bildet ein Kettengebirge von beträchtlicher Höhe nicht nur wegen seiner Steilheit ein Hemmnis für die Bewegung auf dem Boden, sondern hindert auch durch den geringen Luftdruck und die starke Abnahme der Temperatur in seinen Höhen viele Tiere, seinen Grat zu erreichen und es zu überschreiten. Die Tierwelt auf den nördlichen und südlichen Hängen des Himalaya, auf der Ost- und Westseite der Cordillere ist durchaus verschieden. Dagegen zeigt die Tierwelt von Afrika südlich der Sahara eine auffällige Einförmigkeit; denn keine hohen Gebirgsketten durchziehen diesen Erdteil, wie der Himalaya Asien oder die Cordilleren Amerika. Es sind daher hier die natürlichen Gruppen, ja selbst eine große Anzahl von Arten, außergewöhnlich weit verbreitet, sowohl von O nach W, wie von N nach S, und das gilt für Reptilien, Vögel und Säuger ebenso wie für Insekten oder Landasseln [28]).

Aber selbst Gebirge von mäßiger Höhe bilden oft sehr wirksame Grenzscheiden für einzelne Arten oder gar für ganze Faunen. In Neu-Caledonien hat sich der in den 70er Jahren eingeführte Star *Acridotheres tristis* an der Westküste so vermehrt, daß er geradezu zur Landplage geworden ist; das Gebirge hat er jedoch nicht überschritten und an der Ostküste fehlt er [29]). Sumatra wird seiner ganzen Länge nach von einem Gebirge durchzogen, das eine nordöstliche von einer südwestlichen Küstenebene trennt; die Tierwelt der ersteren stimmt im großen und ganzen mit jener der Malakkahalbinsel, in geringerem Grade mit der von Borneo überein, während die für Sumatra eigentümliche Tierwelt an der Südwestküste und auf dem südlichen Gebirgsabfall zu suchen ist; die Verschiedenheit zwischen diesem Teil und der östlichen Ebene ist größer als die zwischen der östlichen Ebene und Malakka [30]). So stimmt auch die Fauna von Victoria südlich der Great Dividing Range viel mehr mit der tasmanischen überein als mit der nördlich von diesem Gebirgszug, die sich an jene von Neu-Süd-Wales anschließt [31]). Für die Ausbreitung der Schnecken bilden Gebirge, wenn sie nur hoch genug sind, wirksamere Schranken als das Meer.

Im Zusammenhang mit ihren klimatischen Besonderheiten ist es nicht gleichgültig, welche Richtung die Gebirgszüge haben. Wenn sie parallel den Breitengraden gehen, fallen sie im allgemeinen mit den Klimascheiden zusammen und machen diese schärfer und unvermittelter, so daß an manchen von ihnen (Himalaya) der rauhe Norden unmittelbar an den heißen Süden grenzt; dort stoßen dann auch Faunen von verschiedener Zusammensetzung scharf aneinander. Verlaufen sie dagegen von Norden nach Süden, so bilden sie geradezu Verbindungsbrücken, die auch kälteliebenden Tieren gestatten, auf dem kalten Gebirgsrücken weit äquatorwärts vorzudringen. In Eurasien ziehen die Hauptketten: Pyrenäen, Alpen, Karpathen, Kaukasus, Hindukusch, Himalaya, Thianschan, Altai ostwestlich und schreiben damit der Aus-

breitung vieler Tiere bestimmte Bahnen von Ost nach West und umgekehrt vor, während sie die Wanderung von Norden nach Süden hindern. In Amerika dagegen mit seiner von Kanada bis Patagonien in Nord-Süd-Richtung durchlaufenden Cordillere „können nicht nur Raubtiere, sondern auch Pflanzenfresser ohne Hemmnis von den Flechtenzonen am Mackenzie durch die Tannenwälder des Oberen Sees nach den Magnoliengebieten von Mexiko fortschreiten; 40—50 Breitengrade trennen die Extreme, die sich am Himalaya fast berühren“ [32]).

Ebenso bilden Wüsten für alle Lauftiere im Gegensatz zu den Flugtieren eine scharfe Scheide, besonders wenn sie sich in so langer, fast ununterbrochener Reihe aneinander schließen, wie sie das vom Grünen Vorgebirge bis nach China hinein tun. Die Sahara trennt Nordafrika faunistisch völlig vom mittleren und südlichen Afrika, und nur das Niltal gestattet einen gewissen Austausch, der aber bei der geringen Breite dieses Passes die geschlossene Eigentümlichkeit der Faunen auf beiden Seiten der Wüste nicht sehr beeinträchtigt. Auch die Fauna des Kaplands ist durch die Kalahari von der des mittleren Afrika geschieden und birgt eine Menge eigener Gattungen mit oft mehreren oder vielen Arten, unter den Käfern z. B. die Cicindelengattungen *Manticora, Dromica, Myrmecoptera* [33]).

Die Mittel zur Überwindung solcher Hindernisse sind für die Lufttiere sehr mannigfach, aber von sehr verschiedener Wirksamkeit. Die aktive Bewegung tritt in den verschiedensten Abstufungen auf. Schwimmen können nur verhältnismäßig wenige Lufttiere auf große Strecken. Abgesehen von Walen und Robben, von Seeschildkröten und Wasserschlangen, die zu sekundären Wassertieren geworden sind, und von den Schwimmvögeln, denen allermeist als viel wirksameres Ausbreitungsmittel noch der Flug zu Gebote steht, gibt es in ihrer Reihe nur wenige Schwimmer von einiger Ausdauer. Am bedeutendsten erscheint die Schwimmfähigkeit der Krokodile, die sich z. B. im indomalayischen Archipel bis zu den Salomo- und Fidschi-Inseln ausgebreitet haben; so haben zwei *Crocodilus porosus* die 900 km weite Seereise nach den Keeling-Atollen ohne Schaden überstanden [34]). Auch manche Schlangen schwimmen gut; auf den Keelings sind wiederholt Schlangen angetrieben und wurden tot oder sterbend am Strand aufgelesen, ja einige wenige haben die Reise überlebt; ein tüchtiger Schwimmer ist unsere Ringelnatter (*Tropidonotus natrix*), die z. B. an der Finistèreküste 5 km vom Lande entfernt im Meere gefunden worden ist [35]). Von Säugern erscheinen Flußpferd und Eisbär als die besten Schwimmer. Das Flußpferd überschwimmt den 30 km breiten Meeresarm zwischen der Insel Sansibar und dem Festland; der Eisbär ist an verschiedenen Stellen schon über 30 km von jedem Ausruhpunkt entfernt im Meere schwimmend beobachtet worden (Parry). Auch das Renntier schwimmt gern und leicht und soll oft von Schiffen fern von der Küste aufgefischt worden sein [36]); für den Edelhirsch scheint 20 km die höchste Leistung zu bedeuten [37]). Die 30 km breite Palkstraße hat den Tiger von Ceylon ferngehalten. — Für Amphibien ist das Meerwasser Gift.

Für die Ausbreitung der Tiere spielt die größere oder geringere Geschwindigkeit ihrer Bewegung auf festem Boden eine verhältnismäßig geringe Rolle, in Anbetracht der langen Zeiträume, die ihnen zur Verfügung stehen. Obgleich Regenwürmer und Schnecken nur langsam kriechen, haben sie doch im nördlichen Europa seit dem Ende der Eiszeit die Räume völlig besiedelt, die durch das Zurückweichen des Gletschereises für sie bewohnbar wurden. Für ausgiebige aktive Wanderungen der Landschnecken spricht z. B. das Vorkommen der sonnenbrandfrohen *Helix ericetorum, H. obvia, H. candidula* und *Buliminus detritus* auf vereinzelt liegenden Schollen von Muschelkalk und Kreidegestein in der norddeutschen Ebene[38]) und die Bevölkerung der zerstreuten Ruinen auf dem schneckenarmen Schwarzwald und Taunus mit einer verhältnismäßig reichen und gleichartigen Schneckenfauna[39]). In den Vereinigten Staaten dehnen sich die Kolonien der eingeschleppten *Tachea hortensis* schnell aus[38]). Eingeschleppte europäische Regenwürmer haben in Kalifornien, Chile, Australien und anderorts im Gebiete der Kulturzentren die eingeborenen Formen ganz verdrängt und sich schon ziemlich weit ins Land vorgeschoben, und auf den Antillen ist von der einheimischen Oligochaetenfauna fast nichts mehr übrig[40]). Aber stärkere Bewegungsfähigkeit am Boden hilft doch nicht über Gebirge und Wüsten hinweg; diese sind eben klimatische Schranken. Doch können tüchtige Laufleistungen wohl dort von Nutzen sein, wo Verbindungen nur zeitweilig vorhanden sind und dann schnell ausgenützt werden müssen, wie die Eisbrücken, die der polare Winter vom Festland zu den Inseln und dann weiter von Insel zu Insel baut. So haben sich die Renntiere und in ihrem Gefolge die Wölfe von der Melville-Halbinsel nach Baffin-Land und weiter nordwärts und vom Festland nach Nowaja-Semlja verbreitet; nur ein guter Läufer vermag solche Strecken zurückzulegen wie der Eisfuchs, dem Nansen über 100 km nördlich vom Lande Sannikow (neusibirischer Archipel) begegnete. Dagegen kann es kaum auf einen Mangel an Beweglichkeit beruhen, wenn bei der Neubesiedelung der britischen Inseln nach der Eiszeit das Eichhorn und der Feldhase (*Lepus europaeus*) nicht bis Irland vorgedrungen sind, wohin der Schneehase (*L. timidus*) gelangte.

Am wenigsten durch mechanische Schranken gebunden sind die Flugtiere. Die Luft enthält keinerlei Hindernisse; nur die niedere Temperatur und die geringe Dichte der Luft in bedeutenden Höhen kann den Flug hemmen. Wüsten, Gebirge von mäßiger Höhe und Meere von nicht zu großer Breite bilden für gute Flieger keine Hindernisse. Aber in der Flugfähigkeit sind vielerlei Abstufungen vorhanden.

Unter den Insekten haben solche, die mit geringer Flugkraft ausgerüstet sind, allgemein eine beschränkte Verbreitung. Bei den Köcherfliegen (Trichoptera) ist, sicher infolge ihres schwachen Flugs, die Zahl der beschränkt verbreiteten, wenige Arten zählenden Gattungen und der auf höchstens zwei Faunengebiete beschränkten Gattungen verhältnismäßig sehr groß[41]). Flugunfähige Heuschrecken bewohnen engere Gebiete als geflügelte. So kommen von der Gattung *Platycleïs* in Österreich-Ungarn neben sechs Arten mit ausgebildeten Flügeln

12 solche mit rudimentären Flügeln vor; von jenen sechs Arten sind zwei in ganz Europa, vier im Mittelmeergebiet verbreitet, von diesen 12 ungeflügelten Arten sind fünf auf Illyrien, eine auf den Schweizer Jura beschränkt, und von zwei weiter verbreiteten Arten sind auch langflüglige Formen bekannt[42]). Von 45 Geradflüglern, die der mittelasiatischen und südafrikanischen Wüsten- und Steppenfauna gemeinsam sind, ist kein einziger in beiden Geschlechtern völlig flugunfähig, und nur bei wenigen sind die Weibchen schlechte Flieger[43]). Die in der polynesischen Inselwelt am weitesten ostwärts vordringenden Mantodeen-Arten gehören zu den verhältnismäßig wenigen, bei denen die Rückbildung der Flugorgane bei den Weibchen so gut wie gar nicht ausgesprochen ist[43]). Das große Flugvermögen der Schwärmer (Sphingidae) dagegen ermöglicht ihren Arten eine weitere Verbreitung als den meisten anderen Schmetterlingen: *Celerio cingulata* ist weltweit verbreitet, der Windenschwärmer (*Herse convolvuli*) durch die ganze alte Welt, der Labkrautschwärmer (*Cel. galii*) findet sich in der alten wie in der neuen Welt. Manche Stücke fliegen weit von ihrer Heimat weg: der Windenschwärmer, der sich in Ostpreußen nicht dauernd ansässig machen kann, ergänzt sich dort immer wieder durch Nachschub von Süden; der Oleanderschwärmer (*Daphnis nerii*), dessen Puppe in Mitteleuropa dem Winter erliegt, wird in Norddeutschland und selbst in den Ostseeprovinzen Rußlands ab und zu gefangen, muß also von südlich der Alpen dorthin geflogen sein; der Totenkopf (*Acherontia atropos*) ist nach St. Helena über den Atlantik geflogen. Die große amerikanische Eule *Erebus odora* wurde in einem Stück auf Tristan d'Acunha gefangen, das zwischen Montevideo und Kapstadt fast in der Mitte liegt, und fliegt mitunter auf Schiffen an, die nicht mehr weit von der europäischen Küste entfernt sind[44]). Unter den Tagfaltern gibt es solche mit ausgesprochenem Wandertrieb, von denen man zeitweise große Züge beobachtet. Zu diesen gehört unser Distelfalter (*Pyrameis cardui*), der nur in Südamerika fehlt, und *Danais archippus*, der seit kaum mehr als 40 Jahren über die Südseeinseln nach Australien wanderte und jetzt bei Sydney der häufigste Falter ist, und der neuerdings auch in manchen Gegenden Indiens und in Europa an der englischen und spanischen Küste erschienen ist[45]). 300 km von Ceylon entfernt kam an Bord der „Novara" ein Flug von über 20 *Papilio hector* an[46]). Auch die Libellen stellen gewaltige Flieger: *Pantula flavescens* tritt als freiwilliger Besucher auf den Keeling-Inseln zuweilen zahlreich auf, und auf einer Fahrt von Singapore nach Sydney bei Windstille wurden täglich Libellen über dem Wasser beobachtet[47]). Auch von Libellen sind häufig große Wanderzüge aufgetreten (besonders *Libellula quadrimaculata*), ja solche werden gelegentlich selbst vom Rückenschwimmer (*Notonecta glauca*), einer Wasserwanze, berichtet[48]).

Auch die Fledermäuse zeigen infolge ihrer Flugfähigkeit eine weite Verbreitung; manche Arten bewohnen fast die ganze alte Welt, wie *Miniopterus schreibersi* und *Vesperugo noctula; V. serotinus* reicht sowohl in Afrika (Gabun) wie in Asien in die Tropenzone hinein und besiedelt die entsprechenden Breiten Amerikas von den Antillen bis

zum Winnipeg-See. Breite Meeresstrecken werden allerdings von Fledermäusen freiwillig meist nicht überflogen. Nur wenige Arten schrecken auch vor dem Meere nicht zurück, wie es scheint in Anpassung an Fischnahrung; *Pteropus keraudreinii* ist über die ganze nördliche Hälfte des Pazifik, durch 60 Breitengrade, südlich bis zu den Tonga-Inseln, verbreitet, während die übrigen Flughundarten der malayisch-polynesischen Region auf einzelne Inselgruppen beschränkt sind[49]), und die fischfressende *Noctilio leporinus* kommt auf allen westindischen Inseln vor, ohne Lokalrassen zu bilden, während von anderen Fledermausarten viele der Antilleninseln eigene Unterarten besitzen[50]).

Die Vögel als Meister des Flugs zeigen im einzelnen immerhin große Verschiedenheiten. Während manche Raubvögel, z. B. unser Seeadler (*Haliaëtus albicilla*) und die Schleiereule (*Tyto alba*) fast weltweit verbreitet sind, während der Storch jährlich von Ostpreußen bis zum Kapland, der virginische Regenpfeifer (*Charadrius virginicus*) von Labrador bis Venezuela und zurück wandert, können für andere Formen selbst verhältnismäßig kurze Strecken Ausbreitungshindernisse bilden. Die Hühnervögel, wie Fasanen oder *Caccabis*-Arten, bewohnen als schlechte Flieger meist verhältnismäßig enge Gebiete. Die Angehörigen der Familie der Alcidae, mit ihrem schwerfälligen Flug, sind auf beiden Seiten Nordamerikas so verschieden, daß von 17 Arten am Pazifik und neun Arten am Atlantik nur eine (*Cepphus mandtii*) gemeinsam ist[51]). Vor allem sind jene gewaltigen Flieger in ihrer Ausbreitung begünstigt, denen das Weltmeer nicht nur kein Hindernis bietet, sondern sogar zur Heimat geworden ist, wo sie schwimmend vom Flug ausruhen können und ihre Nahrung finden (Sturmvögel, Möven usf.); sie gehören zu den weitest verbreiteten Vögeln.

Die passive Ausbreitung der Lufttiere geschieht in verschiedener Weise. Stürme tragen nicht bloß Staub und damit die Dauerzustände von allerhand Protozoen und kleinen Metazoen, sondern auch Laub, Zweige u. dgl. viele Meilen weit fort und verwehen zugleich die daran angehefteten kleinen Tiere und deren Eier, wie Schneckchen, Tausendfüßer, Insekten, Spinnentiere. Der Pampero, ein von den Pampas kommender Westwind, überschüttet Buenos Ayres und Montevideo zuweilen mit einem wahren Insektenregen; auf die Gletscher unserer Hochgebirge werden vielerlei Insekten hinaufgeweht, Schmetterlinge, Käfer, Dipteren u. dgl.; in Basel fielen bei einem Gewittersturm große Larven eines Bockkäfers (*Aegosoma scabricorne*) zur Erde[52]); aus Südrußland wird über einen „Raupenregen", aus Balwyn (Victoria) über einen Regen von Springschwänzen (Collembola) berichtet, die durch Stürme herbeigetragen wurden[53]). Spinnen an ihren Schwebfäden („Altweibersommer") wurden 300 km vom Lande im Mastwerk von Schiffen angeweht. Nur offenlebende (phanerozoische) Spinnen werden so verweht, und daher besteht z. B. die Spinnenfauna der Hawaiischen Inseln nur aus solchen; die wenigen cryptozoischen Spinnen, die dort vorkommen, wurden vom Menschen eingeschleppt[54]). Schmetterlingszüge sind durch den Wind oft nach Helgoland, ja nach England getragen, z. B. Gammaeule (*Plusia gamma*), Nonne (*Psilura*

monacha)[55]. Wie häufig Vögel in dieser Weise verschlagen werden, ist bekannt. Meeresvögel trifft man nach Stürmen zuweilen weit im Innern der Festländer, z. B. *Thalassidroma leachii* bei Washington, den Sturmvogel *Procellaria pelagica* während eines Nordoststurms jenseits des Alleghany-Gebirges[56]. In England wurden (bis 1872 nach Harting) 46 amerikanische Vogelarten in 250 Stücken angeweht, die den weiten Weg über den Atlantik sicher nicht freiwillig gemacht hatten, und Gätke[55]) sammelte in Helgoland 15 Arten amerikanischer Landvögel; umgekehrt wurden 37 Arten europäischer Vögel nach Nordamerika (einschließlich Grönland) verschlagen, nach den Vereinigten Staaten 12 Arten[56].

Auch das strömende Wasser dient häufig der Verbreitung von Lufttieren. Mit den aus den Alpen kommenden Flüssen sind eine Anzahl alpiner Schneckenarten in die Ebene geführt und haben sich an den Flußrändern angesiedelt, z. B. *Pomatias maculatum* an der Donau bei Kehlheim, *Helix rupestris* längs des Südrandes des Jura, *Hel. villosa* im Donautale bis Dillingen, im Isartale bis Landshut, im Rheintale bis Mombach, *Hel. silvatica* aus der Westschweiz im Rheintale bis Karlsruhe und Worms[57]. Die Waldstreifen am Ufer des La Plata haben eine ganz abweichende Tierbevölkerung gegenüber der benachbarten Grasflur der Pampas, besonders Batrachier, Schlangen und schön gefärbte Insekten nördlichen Ursprungs[58]. Große Ströme tragen bei Hochwasser Treibholz, losgerissene Baumstämme, ja ganze schwimmende Inseln, die vorher an flacheren Stellen verankert lagen, mit ihren Fluten fort und damit neben vielen kleinen auch manches größere Tier. Der La Plata bringt große Schlangen, Krokodile, Jaguare bis nahe an Buenos Ayres[58]; Spix und Martius sahen auf einem schwimmenden Baum im Amazonenstrom eine Menge Affen, auf einem anderen Eichhörnchen, auf einem dritten eine Tigerkatze und ein riesiges Krokodil.

Äste, Bäume und größere Flöße werden von den Flüssen auch auf das Meer hinausgetragen und dort durch Winde und Strömungen fortgeführt. Vor den Mündungen vieler großer Tropenflüsse sind treibende Holzmassen und Flöße, bis zu 30 m Länge, beobachtet worden, am Amazonas, Kongo, Ganges, den hinterindischen Strömen. Eine schwimmende Insel von etwa 1000 m^2 Oberfläche wurde im Sommer 1892 auf der Höhe der Azoren und auf dem Wege des Golfstroms, zwischen $39^1/_2{}^0$ und $45^1/_2{}^0$ nördl. Br. und von 65^0—43^0 westl. L., mehrfach gesichtet. Daß auf solchen Fahrzeugen selbst größere Tiere lebend das Meer überschiffen und an fremden Gestaden angetrieben werden können, läßt sich nicht leugnen. So wurde, um einen frisch losgerissenen Zedernstamm geschlängelt, eine *Boa constrictor* lebend an der Insel St. Vincent angetrieben; sie wurde sofort bemerkt und getötet[59]. Die Möglichkeit solcher Transporte kann in keiner Weise bezweifelt werden. Wohl aber muß man sich bewußt sein, daß es ein besonderer Glücksfall ist, wenn wirklich Säuger oder Reptilien, die auf diese Weise einer Insel zugeführt werden, dort zu dauernder Ansiedlung kommen. Wenn die Seefahrt länger als 1—2 Tage dauert,

so werden Säuger, besonders kleinere, dem Hunger erliegen; Reptilien können länger fasten. Bei stärkerem Wind, der ja für schnelle Beförderung notwendig ist, werden die Wellen leicht über das Fahrzeug hinwegschlagen und das Leben der Fahrgäste gefährden; in der Brandung wird das Treibholz oft tagelang herumgepeitscht, seltener wird es schnell auf einen glatten Strand auflaufen. Aber selbst wenn die Seefahrer glücklich ans Land kommen, so wird es zur Ansiedlung einer Tierart nur dann kommen können, wenn beide Geschlechter die Fahrt erfolgreich überstanden haben, oder wenigstens ein trächtiges Weibchen. Auch dann wird es noch von den Lebensbedingungen an dem erreichten Wohnplatz abhängen, ob die betreffende Art sich dort halten kann. So liegen besonders für Säuger die Aussichten, auf diese Weise neue Plätze zu besiedeln, nicht günstig.

Größer ist die Wahrscheinlichkeit, auf diesem Wege ihr Gebiet zu erweitern, für Tiere, die als Eier oder in Zuständen latenten Lebens durch Treibholz oder dergleichen verschleppt werden können. Die Eier von Reptilien können in der Erde an Baumwurzeln, in Astlöchern oder Rindenspalten unbeschädigt an Land kommen. Der Gecko *Ptychozoon* z. B. hat die Gewohnheit, seine hartschaligen Eier Baumstämmen anzukleben; sie brauchen 5 Monate zur Entwicklung, eine Zeit, die genügt, sie weithin zu verschlagen [60]). Insekten können im Puppenzustande auf diesem Wege verbreitet werden, besonders solche, deren Larven im Innern von Holz fressen und sich dort verpuppen. Vielleicht erklärt sich so das Überwiegen der Rüsselkäfer auf St. Helena, die nach Wollaston mehr als die Hälfte der einheimischen Käferarten ausmachen. Schnecken mit und ohne Deckel werden diese Art der Beförderung verhältnismäßig leicht überstehen. Die Versuche von Darwin und Aucapitaine haben gezeigt, wie widerstandsfähig sie gegen Meerwasser sind; von 100 in einem durchlöcherten Kasten ins Meerwasser gebrachten Schnecken z. B. waren nach 14 Tagen noch 27 am Leben, darunter von 12 *Ericia* 11. Außer Baumschnecken sind besonders die strandbewohnenden Auriculaceen solcher Verschleppung ausgesetzt.

Jedenfalls muß man mit der Annahme, daß bei der Besiedlung irgendeines Gebiets die Zufuhr von Tieren durch Treibholz eine große Rolle gespielt habe, vorsichtig sein. Bei der großen Zufälligkeit solcher Beförderung wird es im allgemeinen eine buntgemischte Gesellschaft ohne innere Beziehungen sein, die auf diese Weise zusammengeführt wird; das einzig Gemeinsame sind die Eigenschaften, die sie in gleicher Weise für diese Beförderungsart geeignet machen. Wenn aber, wie es z. B. in der polynesischen Inselwelt der Fall ist, zahlreiche, selbst entferntere Inseln eine ähnliche Zusammensetzung ihrer Landschneckenfauna zeigen, deren Glieder sich zudem durch ursprüngliche Merkmale im Bau der Niere und des Geschlechtsapparats auszeichnen (*Tornatellina, Partula, Pupa* und viele andere), so ist die Wahrscheinlichkeit gering, daß es sich um eine zufällig zusammengewürfelte Gesellschaft handelt. Eine solche Auswahl altertümlicher Formen ist unmöglich bei einer Besiedlung durch Treibholz. Weshalb sollten die weitverbreiteten,

höher entwickelten Gruppen wie Heliciden, Bulimuliden, Streptaxiden dieses Beförderungsmittel nicht benutzt haben[61])? Dasselbe gilt von der oft gehörten Behauptung, Australien, das Land der Kloakentiere und Beutler, habe seine placentaren Säuger (vom Dingo abgesehen) auf angetriebenen Baumstämmen erhalten; es sind das mehr als 50 Arten Mäuse aus 6 Gattungen. Warum benutzten nur Mäuse diese Reisegelegenheit, warum nicht auch andere Baumbewohner, wie Eichhörnchen, die doch in den Urwäldern der indomalayischen Inseln so häufig sind[62])?

Daß lebende Luftbewohner durch Flugtiere verschleppt werden, dürfte kein häufiges Vorkommnis sein. Solche Luftreisen sind hauptsächlich bekannt von den Afterskorpionen (*Chelifer, Chernes* u. a.), die an Fliegen, Schnaken, Käfern oder Wanzen angeheftet gefunden wurden. Es ist nicht wahrscheinlich, daß sie an ihren Trägern schmarotzen; höchstens könnte man für manche Fälle annehmen, daß sie an ihnen nach schmarotzenden Milben suchen[63]). Daß Schmarotzer verschleppt werden, ist natürlich etwas ganz Gewöhnliches; die Nestschmarotzer der Schwalben und Segler z. B., noch mehr die Federlinge, Haarlinge, Läuse, Flöhe und Lausfliegen, machen auch die Reisen ihrer Wirte mit.

In größtem Maßstab sind durch absichtliche oder unfreiwillige Vermittlung des Menschen Tiere nach Ländern verbreitet worden, wo sie ursprünglich nicht daheim waren. Zunächst hat der Mensch seine Haus- und Nutztiere mit sich geführt, die dann vielfach auch verwilderten, wie Pferde und Rinder in den verschiedenen Teilen Südamerikas, Rinder in Australien, Schweine und Ziegen auf vielen Inseln. Nicht nur der moderne Kulturmensch tut das; auch primitive Völker nahmen so ihre Nutztiere mit. So erklärt sich wahrscheinlich die weite Verbreitung der Schweine auf den polynesischen Inseln; auch der Dingo scheint durch den Menschen nach Australien gebracht zu sein[64]). Oft wurden auf einsamen Inseln von Seefahrern Haustiere ausgesetzt, als Nahrungsquelle für spätere Besucher, so Rinder auf St. Paul, Kaninchen auf Porto Santo und Kerguelen, Ziegen auf Juan Fernandez. Auch Jagdtiere sind ab und zu in dieser Weise verbreitet worden: das Damwild ist aus den Mittelmeerländern nach Mitteleuropa verpflanzt worden, der Jagdfasan aus den pontischen Gebieten; erst in neuerer Zeit wurde in mitteleuropäischen Gebirgen (Karpathen, Harz) das Mufflon angesiedelt, ja englische Großgrundbesitzer haben sogar Känguruhs als Jagdtiere auf ihren Besitzungen ausgesetzt.

Die Honigbiene ist von dem Europäer nach allen Erdteilen mitgenommen worden. Und wie die Weinbergschnecke (*Helix pomatia*) früher als Fastenspeise von den Mönchen nach Norddeutschland gebracht wurde und dort jetzt noch auf die Stätten alter Klöster beschränkt ist, so ist die südeuropäische *Helix aspersa* an vielen Stellen in Nord- und Südamerika, von Kanada bis Argentinien, in Kapstadt, Madeira, Kanaren, St. Helena, Mauritius und Seychellen, in Australien, Tasmanien und Neu-Seeland, auf den Loyalty- und Norfolk-Inseln eingeführt worden[65]).

Schließlich haben europäische Ansiedler auch andere als Nutztiere aus ihrer Heimat an ihren neuen Wohnplatz verpflanzt, besonders Vögel, als Erinnerung an das ferne Vaterland. Der europäische Haussperling lebt jetzt in Nordamerika wie in Java; in Südaustralien machen sich neben ihm auch Star und Amsel, Stieglitz und Grünling breit. In Neu-Seeland ertönt am Waldsaum vorherrschend der Gesang europäischer Vögel; nicht weniger als 21 der Insel fremde Vogelarten sind dort eingeführt. Auf den Hawaischen Inseln bewohnen indische Stare, Singapore-Täubchen, Sperlinge und australische Papageien die Umgegend der Städte [66]).

Mit seinen Nutzpflanzen verschleppt der Mensch nicht nur deren Schmarotzer (Koloradokäfer, Hessenfliege, Zuckerrohrzikade *Perkinsiella,* Reblaus, San José-Schildlaus), sondern auch manche Tiere, die im Erdreich der Wurzelballen leben oder dort Eier ablegen, wie Regenwürmer, Ameisen oder Schnecken. In den kultivierten Gegenden Neu-Seelands findet man kaum einen einheimischen Regenwurm, und ähnlich ist es in Australien, auf den Antillen und an manchen Stellen in Südamerika. Mit den Kähnen der Südseeinsulaner machen gar nicht selten Eidechsen die Reise übers Meer und werden so von Insel zu Insel verschleppt. Nach Hamburg wurden durch den Schiffsverkehr gegen 500 Arten fremder Tiere eingeschleppt: 4 Eidechsen, 7 Schlangen, 2 Amphibien, 22 Schnecken, die Hauptmenge aber Insekten und Spinnentiere. Daß sich davon nur etwa 5 % bei uns halten, und auch diese meist nur vorübergehend und unter besonderen Bedingungen, in Treibhäusern, warmer Lohe der Gerbereien, an Zimmerpflanzen, dagegen nur ganz vereinzelt in der freien Natur, beweist deutlich, daß mit der Einschleppung die Einbürgerung durchaus nicht ohne weiteres gegeben ist [67]).

Dem Menschen haben sich aber auch manche Tierarten angeschlossen, die ihm auf seinen Wegen überallhin folgen: seine Hausgenossen und seine Schmarotzer. So sind Wanderratte und Hausmaus *(Mus decumanus* und *M. musculus)* überall mit ihm gezogen und wie sie auch das kleine Ungeziefer, Stubenfliege und Bettwanze, Floh und Läuse. Ein Beispiel, wie Schmarotzer durch den Menschen unfreiwillig verschleppt werden, bietet die Ausbreitung des Sandflohs *(Sarcopsylla penetrans)*, dessen Weibchen sich besonders unter die Zehennägel des Menschen einbohrt, durch Afrika. Dieses ursprünglich in Brasilien heimische Tier kam im Jahre 1872 mit einer Schiffsladung nach Ambriz, verbreitete sich von dort zunächst der Küste entlang, kam noch im gleichen Jahre bis zum Kongo, 1875 bis Benguella und hatte sich 1882 an der ganzen Küste von Sierra Leone bis Mossamedes, über 25 Breitengrade, ausgedehnt. Landeinwärts drang er am schnellsten längs der großen Karawanenstraßen vor, durch Träger verschleppt; zunächst gelangte er den Kuansa aufwärts und hatte 1875 fast Kassandschi und am Kongo den Inkissifall erreicht. 1884 wird er aus Kamerun, 1885 von den Stanley-Fällen gemeldet; 1887 ist er am Njangwe, 1891 kam er vom Tanganjika aus zum Westufer des Viktoria-Njansa, erreichte 1895 Mpwapwa, 1897 Bagamojo und Pagani und

1898 Sansibar. So hat dies Tier in etwa 25 Jahren Afrika durchquert[68]).

Literatur.

1) M. Treub, Ann. Jardin. bot. Buitenzorg 7, S. 213. O. Penzig, Ebenda 18, S. 92. Ernst, Nature 80, S. 279. *Selenka, Sonnige Welten, S. 305. C. Ph. Sluiter, Natuurkund. Tijdskr. Nederl. Indie 49, S. 360—380. E. R. Jacobsen, Jaarsverslagen topogr. Dienst Nederl. Indie voor 1908. Batavia 1909, S. 192—206. K. W. Dammerman, Treubia 3, S. 61—112. — 2) *v. Martens, Ostasien 1, S. 327. — 3) B. Klunzinger, Verh. D. Z. Ges. 1912, S. 334. — 4) J. Murray, C. R. 3me Congr. Int. Zool. Leyde, S. 109. — 5) Th. Mortensen in *Erg. Schwed. Südpol.-Exp. 6⁴, S. 101f. — 6) S. Lo Bianco, Mitt. Neapel 19, S. 530. — 7) F. Blochmann, ZfwZ. 90, S. 627f. — 8) J. St. Gardiner, Ann. Mag. Nat. Hist. (7) 14, S. 403—410. — 9) W. K. Brooks, *Rep. Challenger, Zool. 16, Stomatopoda, S. 1f. — 10) *Saville Kent, Barrier-Reef, S. 122. — 11) F. Pax, Schriften Zool. Stat. Büsum, Nr. 5, S. 1—26. — 12) G. A. Boulenger, Nature 77, S. 10. — 13) F. E. Rühe, Zoologica 25, S. 109ff. — 14) K. Th. v. Siebold, Z. Gtn. 6, S. 31. — 15) *Weber, Ergebnisse 2, S. 538. — 16) *Zschokke, Hochgebirgsseen, S. 369. — 17) N. Lebedinsky und R. Menzel, Verh. natf. Ges. Basel 30, S. 189—212. — 18) A. Mansion, Rev. scientif. (4) 15, S. 282. — 19) C. W. Johnston, Nautilus 17, Nr. 10. — 20) H. W. Kew, Journ. Conchol. 5, S. 363. — 21) *Zschokke, Tiefseefauna, S. 101. — 22) Arch. Ver. Freunde Naturgesch. Mecklenburg 2, S. 151f. — 23) *Ceylon, S. 359. — 24) Rev. scientif. (4) 16, S. 568. — 25) *Lydekker, Säugetiere, S. 21. — 26) *Brehm, Tierleben 10, S. 51. — 27) F. Zschokke, Verh. Naturf. Ges. Basel 28², S. 60; und 30, S. 137—188. — 28) C. v. d. Decken, Reisen in Ostafrika 3², S. 439. *Deutsch-Ostafrika 4: H. J. Kolbe, Coleopteren, S. 4f. und E. Budde-Lund, Landisopoden, S. 3. — 29) *F. Sarasin, Neu-Caledonien, S. 118. — 30) *Hartert, Wanderjahre, S. 157. — 31) W. B. Spencer, Rep. 4. Meet. Australas. Ass. Adv. Sci. 1892, S. 82—124. — 32) *Rütimeyer, Kl. Schriften 1, S. 203f. — 33) *Deutsch-Ostafrika 4: H. J. Kolbe, Coleoptera, S. 4f. — 34) F. W. Jones, Proc. Z. Soc. 1909, S. 143. — 35) J. Guérin-Ganivet, Bull. Inst. Oc. Monaco, Nr. 131. — 36) *v. Middendorf, Sibirische Reise 4², S. 956. — 37) R. Collett, Bergens Mus. Aarbog 1909, Nr. 5, S. 22. — 38) *Kobelt, Studien 1, S. 34f. — 39) *Bollinger, Gastrop. Basel, S. 185f. — 40) *Michaelsen, Verbr. Oligoch., S. 24f. Ders., Zool. Zbl. 16, S. 280. — 41) G. Ulmer, Z. f. wiss. Insbiol. 1, S. 126. — 42) F. Zacher, Z. f. wiss. Insbiol. 3, S. 182. — 43) F. Werner, S.B. Ak. Wiss. Wien, m.-n. Kl., 1. Abt. 123, S. 379. S.B. Z. bot. Ges. Wien 59, S. (77). — 44) *Seitz, Großschmett. 2⁷, S. 2. — 45) A. Seitz, ZJb. Syst. 5, S. 288ff. — 46) G. v. Frauenfeld, Verh. Z. bot. Ver. Wien 17, S. 425f. — 47) F. W. Jones, Proc. Z. Soc. 1909, S. 155. — 48) Z. f. wiss. Insbiol. 1, S. 67. — 49) E. L. Trouessart, Ann. sc. nat. Zool. (6) 8, Nr. 12, S. 17. — 50) G. M. Allen, Bull. Mus. Comp. Z. 54, Nr. 6, S. 189. — 51) W. Palmer in *Jordan, Fur-seals 3, S. 369. — 52) A. Müller, Trans. Entom. Soc. 1871, pt. 2, S. 175—186. — 53) Soc. entomol. 33, S. 48; und 34, S. 12. — 54) R. J. Pocock, Proc. Z. Soc. 1903¹, S. 342. — 55) *Gätke, Helgoland, S. 120 und 126. — 56) *Heilprin, Distribution of animals, S. 47f. — 57) S. Clessin, Deutsche Exkursions-Moll.-Fauna, 2. Aufl. 1884, S. 8. *D. Geyer, Mollusken, S. 47. — 58) W. H. Hudson, Proc. Z. Soc. 1870, S. 87. — 59) Ch. Lyell, Prin-

ciples of geology. 10. ed., 2, S. 366. — 60) N. Annandale, Ref. in Zool. Zbl. 13, S. 390. — 61) H. A. Pilsbry, Proc. Ac. Nat. Sc. Philadelphia 1900, S. 568—581. — 62) *M. Weber, Indomalay. Arch. S. 25 Anm. — 63) F. v. Wagner, Z. Anz. 15, S. 434. F. Leydig, Z. Anz. 16, S. 36. — 64) W. B. Spencer, Rep. 4. Meet. Australas. Ass. Adv. Sc. 1892, S. 82—124. — 65) *Taylor, Land- and Freshwater Molluscs Brit. Islands, Vol. 3. — 66) G. Hartlaub, Ref. in Zool. Zbl. 2, S. 440. — 67) K. Kraepelin, Mitt. Naturhist. Mus. Hamburg, 18, S. 185—209. — 68) P. Hesse, Geogr. Zeitschr. 5, S. 522—530.

VI. Die Wirkung der räumlichen Sonderung.

Das von einer Art bewohnte Gebiet wird im allgemeinen nach allen Seiten von Schranken umgeben sein, die eine weitere Ausbreitung der Art verhindern; die Art ist damit in ihrem Wohngebiet isoliert. Die Beschaffenheit dieser Schranken kann ganz verschieden sein. Bei einer kleinen Insel bildet das Meer nach allen Seiten eine Ausbreitungsschranke für die Lufttiere; Hochtibet ist ringsum von gewaltigen Gebirgen eingeschlossen, und dadurch sind viele seiner Bewohner isoliert; es können auch verschiedenartige Schranken zusammenwirken, wie Gebirge und Meer an der Westküste von Südamerika, Wüste und Meer in Nordafrika; isoliert sind die Höhlentiere durch ihre Lichtscheu; isolierend kann auch die Verbreitungsgrenze eines überlegenen Konkurrenten oder eines Feindes wirken.

Die Ausbreitungsschranken wirken in doppelter Weise. Einmal trennen sie einander nahestehende Formen, die sich auf den beiden Seiten der Schranke befinden, voneinander und verhindern ihre Kreuzung. Dadurch wird ein selbständiges Abändern innerhalb der gesonderten Kreuzungsgemeinschaften ermöglicht, indem neu entstehende Besonderheiten auf die Kreuzungsgemeinschaft beschränkt bleiben, in der sie auftreten und nicht zum Allgemeinbesitz der Art werden. Die Auffassung freilich, daß durch Kreuzung mit unveränderten Artgenossen die Abänderungen unterdrückt würden, daß Panmixie Abänderungen vernichte, ist durch unsere Kenntnis der Vererbungserscheinungen sehr fraglich geworden. Aber innerhalb einer Kreuzungsgemeinschaft wird die Ähnlichkeit der Artangehörigen im allgemeinen größer sein als zwischen Angehörigen verschiedener Kreuzungsgemeinschaften. So kommt es zur Bildung von Rassen, Abarten Unterarten usf. Zweitens aber schützen die Ausbreitungsschranken die Tierarten innerhalb ihres Verbreitungsgebiets gegen den Wettbewerb von Konkurrenten, der ihrem Bestand gefährlich werden könnte, und gestatten ihnen, alle Lebensmöglichkeiten in ihrem Wohngebiet voll auszunutzen.

Die Annahme, daß die räumliche Sonderung zur Umbildung der Arten führt, bedarf natürlich des Beweises. Dieser ist teils direkt, teils indirekt. Einerseits zeigen die Erfahrungen der Tierzüchter, daß auch ohne absichtliche, vorbedachte Auslese gesonderte Herden (Kreuzungs-

gemeinschaften) unserer Haustiere sich in verhältnismäßig kurzer Zeit nach verschiedenen Richtungen umbilden, und daß auch die bewußte Rassezucht nur unter Verhinderung der freien Kreuzung gute Ergebnisse liefert. Aber die Hauptbeweise für jene Annahme sind indirekt, und sie sind gerade den Tatsachen der geographischen Verbreitung entnommen. *Moriz Wagner*[1]) war es, der zuerst mit Nachdruck darauf hinwies, daß aus diesen Tatsachen die Wichtigkeit der räumlichen Sonderung für die Artumbildung, für die Abtrennung von Abarten und Unterarten von der Stammform mit Notwendigkeit gefolgert werden müsse. Ja er glaubt dies sogar als den einzigen Weg der Artentrennung annehmen zu sollen; er verkannte dabei, daß es außer der räumlichen Sonderung noch andere Mittel der Kreuzungsverhinderung gibt, vor allem durch Abänderung der mit der Fortpflanzung selbst zusammenhängenden körperlichen und instinktiven Merkmale bei einem Teil der Artgenossen, die sog. „physiologische" Sonderung, die auch ohne räumliche Sonderung zur Entstehung verschiedener Kreuzungsgemeinschaften innerhalb der Art und damit zur Spaltung der Stammart in mehrere Zweige führen kann[2]).

Die Umbildung einer Art kann auf zweierlei Weise geschehen: durch spontane Abänderungen am Keimplasma, sog. germinative Abänderungen (Mutationen), oder durch Abänderungen infolge direkter Beeinflussung der Körperzellen, somatische Abänderungen (Modifikationen). Spontane Abänderungen sind in ihrem Auftreten unabhängig von Einflüssen der Umwelt; sie sind singuläre *Ereignisse* nach der Art historischen Geschehens, die zunächst nur bei einem Individuum auftreten und erst sich weiterhin im Laufe der Generationen in der Kreuzungsgemeinschaft ausbreiten und schließlich dort allgemein werden, sofern das möglich ist, d. h. wenn sie „nützlich" oder wenigstens gleichgültig, nicht schädlich sind. Solche mutative Umwandlung geschieht langsam. Dagegen treten Abänderungen infolge direkter Beeinflussung durch die Umwelt als kausal notwendige *Vorgänge* bei allen Stücken der Tierart, die sich unter den gleichen Umweltsbedingungen befinden, in gleicher Weise auf und werden von den Nachkommen nicht ererbt, sondern bei ihnen immer wieder neu hervorgerufen, wenn sie unter dem Einfluß derselben Umwelt bleiben. Für das Auftreten neuer Modifikationen ist also räumliche Sonderung nur dann förderlich, wenn in dem abgetrennten Wohngebiet die Lebensbedingungen andere sind als im sonstigen Verbreitungsgebiet der Art; durch die Einwirkung der eigenartigen Einflüsse von Klima, Untergrund, Nahrung und Konkurrenz wird die somatische Umbildung in besondere Bahnen gelenkt.

Von großer Wichtigkeit für die mutative Umbildung ist die größere oder geringere Wirksamkeit der Schranken und die dadurch bedingte Abstufung der Kreuzungsverhinderung gegen anderswo lebende Artgenossen. Wenn in das isolierte Gebiet einer Kreuzungsgemeinschaft öfter Artgenossen von außerhalb eindringen können, so werden sie die inzwischen neu aufgetretenen haltbaren mutativen Abänderungen mitbringen, und damit wird die Abweichung der isolierten

Gruppe von der Tracht der Stammart erschwert und verlangsamt; umgekehrt können bei ungenügender Isolierung auch neue Mutationen aus der abgetrennten Gruppe der Stammart zugetragen werden. Bei vollkommener Sonderung kommt es zunächst zu geringeren Abweichungen, Abarten und Unterarten, und dann, bei längerer Dauer, zur Bildung von neuen Arten, ja selbst neuen Gattungen und Familien. Solche neue Arten sind dann nur in dem isolierten Gebiet vorhanden; es ist im höchsten Grade unwahrscheinlich, daß an zwei getrennten Stellen die mutative Umbildung derselben Art in allen Teilen genau nach der gleichen Richtung geschehen sollte. Die neuen Arten sind also ihrem isolierten Wohngebiet eigen, kommen nur hier vor, sind endemisch. Je länger die Isolierung andauert, um so größer wird auch die Zahl der auftretenden Mutationen sein, die, unabhängig vom Einfluß der Umwelt, das Gepräge der Kreuzungsgemeinschaft ändern. Der Grad der Umbildung, der sich nach dem systematischen Rang der Endemismen als Abart, Unterart, Art, Gattung, Familie bemessen läßt, erlaubt also einen gewissen Rückschluß auf die Dauer und Gründlichkeit der Isolierung. So ist keine der Tierarten, die sich auf der Vulkaninsel Krakatau (vgl. S. 51) seit dem Ausbruch von 1883 neu angesiedelt haben und die von nahe gelegenen Landgebieten stammen, auf diese Insel beschränkt; dagegen kommen auf den gründlich isolierten Hawaiischen Inseln, die mehr als 3000 km von jedem Festland entfernt liegen, fast nur endemische Tierarten, von neu eingeführten oder eingeschleppten Tieren natürlich abgesehen, und viele endemische Gattungen, ja selbst endemische Familien vor.

Gewöhnlich kommt Isolation (Kreuzungsverhinderung) ja dadurch zustande, daß zwei Scharen derselben Art durch Mutationen am Fortpflanzungsapparat die gegenseitige Fruchtbarkeit der Nachkommen einbüßen; daher ist Unfruchtbarkeit der Nachkommen geradezu ein Kriterium für artliche Verschiedenheit geworden. Bei räumlicher Sonderung dagegen ist Artspaltung auch ohne Verlust der Fruchtbarkeit der Nachkommen möglich. Die geographischen Unterarten z. B. des Löwen oder des Zebras geben miteinander fruchtbare Nachkommen; aber das gilt auch für Arten von solcher Verschiedenheit wie die Fasanen, Edelhirsch und Wapiti, Wisent und Bison[3]).

Diese theoretischen Anschauungen über die Artumbildung infolge räumlicher Sonderung erfahren durch die Tatsachen der Tierverbreitung reichliche Unterstützung. Wenn wir von einer gegebenen Tierform in einem bestimmten Gebiet ausgehen, so bewohnen gewöhnlich die nächstverwandten Formen nicht das gleiche Gebiet, auch nicht ein weit entferntes, sondern im allgemeinen ein benachbartes Gebiet, das durch irgendeine Schranke von jenem getrennt ist. Diese Jordansche Regel[4]) (die Bezeichnung „Gesetz" für solche allgemeine ökologische Sätze anzuwenden, erscheint mir nicht rätlich) gilt besonders für Wirbeltiere ziemlich allgemein. Die ganze Erforschung geographischer Variation, wie sie gerade für Vögel und Säugetiere und einige Insektengruppen jetzt mit großer Sorgfalt durchgeführt wird, bestätigt den Satz immer wieder, und es genügt, dafür auf ein großzügiges syste-

matisches Werk, etwa Harterts „Vögel der paläarktischen Fauna“ hinzuweisen. Aber es gibt auch Ausnahmen, derart, daß nächstverwandte Formen das gleiche Gebiet bewohnen. So kommen zwei Formen des Birkenzeisigs, *Acanthis flammea flammea* und *A. f. holboelli,* in den nördlichen Polargegenden nebeneinander vor, und in Südgrönland finden sich drei Unterarten des Edelfalken *Hierofalco rusticolus (H. r. gyrfalco, H. r. holboelli, H. r. obsoletus)* in gleicher Weise als Brutvögel[5]. Zwei engverwandte Arten einer Springmaus, *Dipodomys deserti* und *D. spectabilis,* teilen in den südlichen Wüsten Nordamerikas die gleichen Wohnplätze[6]. Ebenso finden sich unter den Fischen, die auf den samoanischen Korallenriffen leben, die Gobiidengattung *Eviota* und die Blenniidengattungen *Enneapterus* und *Salarias* durch eng verwandte Arten vertreten[7]. Das ist nicht überraschend, da neben der Kreuzungsverhinderung durch örtliche Sonderung auch noch andere Wege der Kreuzungsverhinderung möglich sind. Daß solche Fälle aber Ausnahmen sind, weist eindringlich auf die hohe Bedeutung der räumlichen Sonderung hin.

Als räumliche Sonderung lassen sich auch jene Fälle auffassen, wo nahe verwandte Tiere zwar im gleichen Gebiet nebeneinander leben, aber an verschiedenen Aufenthaltsorten (in verschiedenen „Biotopen“), mit verschiedenen Gewohnheiten und unter verschiedenen Umweltbedingungen (ökologische Sonderung, Ortmann). So kommen in Südwest-Pennsylvanien zwei eng verwandte Arten des Krebses *Cambarus* vor, *C. monongalensis* in Quellen mit reinem, kaltem Wasser, *C. diogenes* in Sümpfen und anderen stehenden Gewässern[8].

Freilich können solche nebeneinander vorkommende nächstverwandte Arten auch an getrennten Plätzen aus der gleichen Stammart entstanden und erst dann durch Wanderung in das jetzt gemeinsame Wohngebiet eingedrungen sein; sie werden sich dort getrennt halten können, wenn inzwischen körperliche oder instinktive Abänderungen aufgetreten sind, die ihre Kreuzung verhindern. Die Geradflügler Deutschlands z. B. stammen aus drei verschiedenen Gebieten, von wo sie nach der Eiszeit in Deutschland eingewandert sind, einem südwestlichen (dem lusitanischen), einem südöstlichen (dem pontischen) und einem nordöstlichen (dem sibirischen). „Diese Herkunft bietet in manchen Fällen eine Erklärung dafür, daß wir in demselben Lebensbezirk, unter denselben Lebensbedingungen manchmal zwei bis drei einander äußerst ähnliche Arten antreffen. Sie stellen dann meist Angehörige verschiedener Wandergenossenschaften dar, haben sich wahrscheinlich in den drei Rückzugsgebieten aus einer voreiszeitlichen einheitlichen Art umgebildet und sind erst nach der Eiszeit wieder in gemeinsamen Arealen zusammengetroffen. So gehört *Stenobothrus stigmaticus* zu den lusitanischen, *St. nigromaculatus* zu denen des pontischen, *St. lineatus* zu denen des sibirischen Entstehungszentrums. Jetzt haben sie, nachdem der trennende Binneneisrand fortgefallen ist, ihre Areale ausgedehnt, so daß sie fast ganz Europa gemeinsam bewohnen[9].“ So ist auch unser Steinschmätzer (*Saxicola oenanthe*) durch ganz Eurasien verbreitet und hat nun von zwei Seiten den Weg nach Nordamerika

gefunden: von Grönland her ist *S. oe. leucorhoea* nach dem benachbarten Amerika vorgedrungen; in Alaska lebt *S. oe. oenanthe,* die von der Tschuktschenhalbinsel aus dorthin gelangt ist[10]); es ist nur eine Frage verhältnismäßig kurzer Zeit, daß sich die beiden verwandten Arten im mittleren arktischen Amerika begegnen.

Aber die gleiche Ausbreitungsschranke ist für verschiedene Tiergruppen von sehr ungleicher Bedeutung. Sie wird von manchen Arten leichter überwunden als von anderen, für dritte mag sie ganz unüberschreitbar sein. Je weniger eine Tierform befähigt ist, Schranken zu überschreiten, je geringer ihre „Vagilität" ist, um so zahlreicher sind die Gebiete, in denen die Voraussetzungen für ihre örtliche Sonderung gegeben sind und damit um so größer die Gelegenheit, selbständig zu variieren. „Die Höhe der Vagilität verschiedener Tiergruppen steht im umgekehrten Verhältnis zur Zahl der auf dem gleichen Raum vorhandenen geographischen Formen"[11]). Die Haubenlerche *(Galerida cristata)* als strenger Standvogel, der sich selten von seinem Geburtsort entfernt, bildet eine ungewöhnlich große Zahl von Lokalrassen; der Seeadler *(Haliaëtus albicilla)* dagegen variiert kaum bei weltweiter Verbreitung. Weitverbreitete Arten von Cirrhipedien neigen zu einem deutlichen Aufsplittern in lokale Formen, wenn sie nicht, wie die meisten *Lepas-* und *Conchoderma-*Arten durch Anheften an treibende Gegenstände (Holz, Bimstein) ein planktonisches Leben führen[12]). Auf dem gleichen Raum kann eine Tierart von großer Vagilität nur durch eine einzige Form vertreten sein, während eine andere Art von geringer Vagilität in sehr zahlreiche Lokalformen zerfällt. So sind die Vogelarten mit ihrer außerordentlichen Leichtigkeit der Ortsbewegung in Deutschland oft je nur in einer Unterart vorhanden; Laufkäfer, die fluglos sind, haben schon zahlreichere Unterarten innerhalb einer Art; Schnecken dagegen, z. B. *Arianta arbustorum,* und noch mehr die Wasserschnecken, sind fast von Standort zu Standort verschieden. Ja bei ganz geringer Vagilität wird schon eine bedeutendere Entfernung zur genügenden Schranke und kann als Kreuzungsverhinderung wirksam sein. Bei den Riffkorallen, deren Vagilität auf die verhältnismäßig kurze Larvenzeit beschränkt ist, sind alle Bedingungen gegeben, die die Bildung von Lokalformen begünstigen, und bei den sehr mannigfaltigen äußeren Lebensbedingungen, die in ihrem Verbreitungsgebiet herrschen, ist ihre Variabilität überaus groß; ja es können selbst unmittelbar benachbarte Stöcke verschieden sein[13]).

Wenn unüberschreitbare Schranken fehlen, so können benachbarte nächstverwandte Formen durch Übergänge verbunden sein, so die Varietäten des Puma *(Felis concolor),* die sich längs der Andenkette von Kanada bis Patagonien ausbreiten, oder die Unterarten der Heliceengattung *Murella* (Abb. 4) in Sizilien[14]). Solche Übergänge sind aber nicht mit Notwendigkeit vorhanden; sie fehlen z B. an der Grenze der Verbreitungsgebiete von Raben- und Nebelkrähe *(Corvus corone* und *C. cornix),* obgleich sich dort die beiden Arten zuweilen untereinander paaren.

Je wirksamer die räumliche Sonderung eingreift, um so mehr verwandte Arten kommen auf einem gegebenen Raume vor; denn um so

leichter bilden sich neue Unterarten und Arten. Das wunderbarste Beispiel von Formenspaltung auf beschränktem Raum bieten die Achatinelliden der Hawaiischen Inseln. Diese Baumschneckchen kommen im Grunde der zahlreichen bewaldeten Täler vor, die sich strahlenförmig von den Vulkanbergen herabziehen und deren unbewaldete Trennungsgrate für die Tierchen eine wirksame Scheide bilden; so kommt es, daß viele dieser Täler ihre besondere Unterart beherbergen, und daß die kleine Insel Molokai mit 720 km² Fläche 70 Arten und Unterarten von Achatinelliden aufweist, darunter 56, die der Gattung *Achatinella* angehören[15]). Bei Lufttieren und Süßwasserbewohnern ist solche gründliche Sonderung viel leichter als bei Meerestieren; denn bei diesen wirkt der Zusammenhang der Meere verbindend. Das ist einer der Gründe, die das gewaltige absolute und relative Überwiegen der Tierwelt des Landes über die des Meeres in bezug auf Artenzahl erklären[16]). Es sei nur an die übergroße Artenfülle bei den Insekten erinnert, die zusammen etwa zwei Drittel der Gesamtzahl der Tierarten ausmachen.

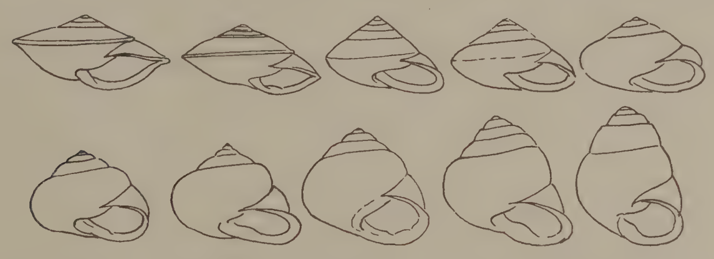


Abb. 4. Formenreihe von *Helix* (*Murella*) *scabriuscula* (1, 2) — *globularis* (4—8) — *sicana* (9—10) von den Kalkbergen Siziliens (von W nach O fortschreitend). Nach W. Kobelt.

Dieselbe Ausbreitungsschranke wird in der Regel nicht nur eine, sondern eine ganze Anzahl Abarten von ihren Stammformen trennen; dadurch haben dann die beiden Faunen, die sie trennt, eine große Ähnlichkeit der Zusammensetzung, ohne doch ganz gleich, identisch zu sein. Die entsprechenden Arten einer Gattung oder Unterarten einer Art vertreten einander in den beiden Faunen, indem sie an ähnlichen Örtlichkeiten in gleicher Weise leben, kommen aber nie in einem größeren, gut begrenzten Gebiet nebeneinander vor: sie „vikariieren“. Eine solche Stellvertretung findet in weitgehendem Maße bei den Säugern von Eurasien und Nordamerika statt: der europäische und der kanadische Biber, der Edelhirsch und der Wapiti, das Renntier und das Karibu, der Elch und das Moosedeer, der Wisent und der Bison, der europäische und der kanadische Luchs vertreten einander. Im Urwald auf dem Nord- und Südufer des Amazonas vikariieren 41 Artenpaare von Vögeln[17]). Ein ähnliches Verhalten zeigt die Vogelwelt der Nord- und Südinsel von Neu-Seeland; in naher Verwandtschaft entsprechen sich dort die Krähen *(Glaucopis wilsoni — G. cinerea)*, die Drosseln *(Turnagra tanagra — T. crassirostris)*, die Waldrotkehlchen *(Miro australis — M. albifrons)*, die „Meisen“ *(Petroeca toi-toi — P. macrocephala)*, die Farnvögel *(Sphenoeacus punctatus — S. fulvus)*, die Erd-

papageien *(Nestor meridionalis — N. notabilis)* und viele andere[18]). Auch zwischen den Säugern des Kilimandscharo und des Kenia geht die vikariierende Ähnlichkeit sehr weit: Affen, Halbaffen, Spitzmäuse, Hörnchen, verschiedene Mäuseformen, Baumschliefer, Elefant, Flußschwein und Antilopen kommen auf beiden Bergen in stellvertretenden Arten oder Unterarten vor[19]).

Wenn die Ausbreitungsschranke alt ist, die Isolierung also schon lange andauert, so häufen sich die mutativen Abänderungen, und Tiere gleicher Herkunft werden schließlich so verschieden, daß sie in ganz verschiedener Umwelt leben können. So kommt es zur Ausfüllung mannigfacher Lebensbezirke (Biotope) mit Formen aus dem gleichen Verwandtschaftskreis, so daß in solch einem Gebiete die ganze Fauna eine größere innere Verwandtschaft zeigt als in Gebieten, die dem Zuzug von außen länger und wirksamer geöffnet waren. Dann ergibt sich eine Stellvertretung anderer Art; es werden in dem isolierten Gebiete viele Lebensbezirke, die außerhalb desselben von Arten verschiedenster Herkunft eingenommen werden, von näher verwandten Tierarten ausgefüllt, die aber durch die Anpassung an entsprechende Lebensverhältnisse in ihrer Ausgestaltung an jene nicht verwandten Formen erinnern. Ein treffliches Beispiel dafür bietet Australien. Außer den Kloakentieren, einer Anzahl mauseartiger Nager und dem Wildhund (Dingo) kommen dort nur Beuteltiere vor; diese aber füllen die verschiedensten Plätze aus: der Wombat *(Phascolomys)* vertritt murmeltierartige Nager, der Beutelwolf *(Thylacinus)* den Wolf, der Beutelmarder *(Dasyurus)* die Zibethkatzen; Flugbeutler *(Petaurus)* ersetzen die Flughörnchen, Känguruhs (*Macropus* u. a.) die großen Pflanzenfresser. Ja die Ähnlichkeit erstreckt sich nicht nur auf die Lebensweise und auf oberflächliche Züge der Körperform, sondern kann sich selbst auf Einzelheiten des Baues, z. B. der Zähne, erstrecken und wird zuweilen so groß, daß man von Konvergenz sprechen kann. So ist bei dem maulwurfsartig lebenden Beutelmull *(Notoryctes)* die Ähnlichkeit mit dem placentaren Goldmull *(Chrysochloris)* Südafrikas in Anpassung an die grabende Lebensweise so groß geworden (Nasenschild, Schädelbildung, 3. Unterarmknochen, Spezialisierung der Hand, Insertion des langen Rückenmuskels), daß Cope eine Blutsverwandtschaft der beiden Tiere annahm[20]).

Eine solche Stellvertretung kann man ebenfalls als Vikariieren bezeichnen. Während man aber die auf Verwandtschaft beruhende Stellvertretung von Arten derselben Gattung und Unterarten derselben Art homologes Vikariieren nennen kann, muß man diese auf gleichsinniger Anpassung beruhende Stellvertretung als analoges Vikariieren davon unterscheiden.

Beispiele analogen Vikariierens sind nicht selten. Ähnliche Verhältnisse wie Australien bietet Südamerika. Die Characinen machen hier ein Drittel aller Süßwasserfische aus und füllen vom Schlamm- und Pflanzenfresser bis zum Räuber alle Plätze aus, wie sie bei uns etwa durch Karpfen, Weißfisch, Forelle, Hecht, Wels, also Formen verschiedener Familien, ausgefüllt werden. Unter den südamerikanischen

Vögeln zeigen die Dendrocolaptiden, die diesem Erdteil eigen sind, eine erstaunliche Vielseitigkeit in den Anpassungen, womit sie Formen verschiedenster Familien in anderen Erdteilen vertreten: sie leben auf dem Boden, graben sich Höhlen und huschen mauseartig über den Grund, oder sie schlüpfen im Gebüsch, oder sie klettern wie Spechte oder Baumläufer; sie bewohnen den Urwald oder heiße trockene Täler, oder die Ufer der Bergströme, oder die Pampas; sie gehen in die Höhen der Gebirge, und in den ödesten Gegenden Patagoniens, wo kein anderer Vogel seinen Unterhalt findet, huschen kleine *Synallaxis* über den Boden; sie ernähren sich von Körnern, oder von Insekten, oder von Würmern und Schnecken; dementsprechend sind sie auch in ihrer Erscheinung sehr verschieden und variieren in Gestalt, Stärke und Länge des Schnabels, des Laufs und der Zehen und in der Länge und Tracht des Schwanzes[21]. Unter den Säugern sind vor allem die Gruppen der Nager in dieser Hinsicht bemerkenswert, deren eigenartigste zu den Hystricomorphen zählen: die zieselartigen Tuko-Tukos *(Ctenomys)* vertreten die nordamerikanischen Geomyiden, große Wassernagetiere *(Myocastor coypus, Hydrochoerus capybara)* erinnern an Biber und Bisamratte; hasenartig lebt in den patagonischen Ebenen das Mara *(Dolichotis patagonica)*; den Präriemurmeltieren *(Cynomys)* der nordamerikanischen Prärien lassen sich die Viscachas *(Viscacia)* der Pampas zur Seite stellen; die Agutis *(Dasyprocta)* machen mehr den Eindruck von Huftieren als von Nagern und sind in Erscheinung und Lebensweise den Zwergmoschustieren *(Tragulus)* verglichen worden[22].

In analoger Weise vertreten sich auch die Alke und Pinguine: der ausgestorbene Riesenalk *(Plautus impennis)*, der Alk *(Alca torda)*, der Krabbentaucher *(Alle alle)* im Norden, *Catarrhactes chrysocome, Spheniscus demersus* und ihre Gesippen auf der Südhalbkugel, in der Lebensweise sehr, im Aussehen weniger einander ähnelnd.

Auch in lange Zeit isolierten Gewässern können ähnliche intensive Zerspaltungen von Tiergruppen eintreten, die zur Bildung zahlreicher verwandter Formen mit verschiedener Lebensweise führen. Im Kaspischen Meere z. B. kommt von der Krebsunterordnung der Cumaceen nur die Gattung *Pseudocuma* vor, die im Ozean nur spärlich vertreten ist, diese aber in 13 Arten. Die große Mannigfaltigkeit der Formen der einzelnen Arten ist besonders dadurch bemerkenswert, daß sie mit ganz bestimmten Typen ozeanischer Cumaceen eine konvergente Ähnlichkeit zeigen, so *Ps. diastyloides* mit der Gattung *Diastylis, Ps. abbreviata* mit der arktischen *Eudorellopsis deformis, Ps. campylaspoides* mit *Campylaspis*, Erscheinungen, die im kleinen an die Umbildungen der Beutler in Australien erinnern[23].

Räumliche Sonderung im Meere: Im Meere ist die räumliche Sonderung und die damit verknüpfte Umbildung der Arten verschieden je nach seinen einzelnen Abschnitten. Die Hochsee hat nur wenige Ausbreitungsschranken. Zwar ist das Meer durch Landmassen in mehrere große Ozeane geteilt; aber innerhalb dieser ist die Wassermasse zusammenhängend, und nur Temperaturunterschiede treten als Schranken auf, deren Wirksamkeit von der eurythermen oder steno-

thermen Veranlagung der betreffenden Tiere abhängt. So bildet der Golfstrom eine Temperaturgrenze, und es kommt z. B. keine Art von Randquallen (Craspedota), die sich nördlich vom Florida- und Golfstrom findet, auch südlich von diesen vor und umgekehrt[24]). Für Planktontiere, die im Wasser schweben ohne bestimmt gerichtete eigene Ortsbewegung, in horizontaler Richtung, sind die Strömungen für die Ausbreitung bestimmend. Je mehr aber eine Tierart selbständige Bewegung besitzt und schwimmen kann und damit von den Strömungen unabhängig wird, um so weiter und gleichmäßiger ist sie im Ozean verbreitet. Schon die Copepodenfaunen der Weltmeere weichen wenig voneinander ab und werden nach Süden hin, wo die Meere in weitem Zusammenhange stehen, einander ähnlicher; in den warmen Gebieten sind Indik und Pazifik sehr ähnlich, weichen aber vom Atlantik ab; diesem fehlen zwar in seinen wärmeren Teilen manche Hochseearten der beiden anderen Ozeane, sie werden aber oft durch verwandte Arten vertreten[25]). Von den Spaltfußkrebsen (Schizopoden) der Hochsee sind wenigstens die Gattungen meist über alle Weltmeere verbreitet[26]). Die Fischarten der Hochsee haben im allgemeinen viel größere Wohngebiete als die der Küste, und die Artenzahl innerhalb einer Gattung steht im umgekehrten Verhältnis zum Gebiet der einzelnen Arten[27]). Die gewaltigen Schwimmer unter den Hochseefischen, wie die Glieder der Makrelenfamilie, haben alle eine weite Verbreitung, und manche von ihnen, z. B. *Thynnus thynnus*, *Th. pelamys*, bewohnen alle Ozeane, ohne daß sich geographische Unterarten unterscheiden lassen.

Anders liegen die Verhältnisse bei den Flachwasserbewohnern. Da sind die Ausbreitungshindernisse viel zahlreicher; nicht nur die Temperaturen setzen Schranken, sondern auch Meerestiefen und Landvorsprünge, Beschaffenheit des Untergrundes und Aussüßung des Wassers an den großen Flußmündungen. Daher sind die Verbreitungsgebiete kleiner, oft sehr klein, die Zahl der Arten aber innerhalb der Gattungen nimmt zu. Es kommt häufig zur Entwicklung von geographischen Unterarten und Arten, die stellvertretend in benachbarten Bezirken auftreten. Am meisten gilt das natürlich für Formen von geringer Vagilität, und die sind gerade an der Meeresküste, wo neben langsam beweglichen auch viele festsitzende Tiere vorkommen, sehr häufig. Die festsitzenden Aktinien z. B. bilden vielfach endemische Arten. An der Küste Neu-Seelands sind alle Aktinien endemisch, und ihre Verbreitung richtet sich nach der Beschaffenheit ihrer Jugendzustände: solche mit freischwimmenden Wimperlarven sind weit verbreitet; solche dagegen, die Brutpflege üben und deren Nachkommen somit ein freischwimmender Zustand fehlt, sind auf sehr enge Bezirke beschränkt, in diesen aber überaus zahlreich[28]). Von den 10 Aktinienarten an der Küste der Canaren sind 3 endemisch. Die Meeresküsten bilden Ausbreitungsbrücken für solche Tierformen. So sind von 52 Aktinienarten der ostafrikanischen Küste und ihrer Inseln 63,1 % endemisch, 21 % kommen auch im Roten Meere vor, aber nur 1,8 % sind indische, 5,3 % indopazifische Arten[29]). Die ebenfalls festsitzenden Seescheiden

(Ascidien) sind an der Ost- und Westküste des arktischen Nordamerika, im Nordatlantik und im Beringsmeer, durch genaue Parallelreihen vertreten, deren Glieder sehr nahe verwandt, aber artlich verschieden sind[30]. — Auch bei Fischen führt Beschränkung auf Küstennähe zu artlicher Umbildung. So sind littorale Haie und Rochen um Neu-Seeland selten, aber sie bilden eine Anzahl endemischer Arten[31]. Von den Meeresfischen um St. Helena sind 17 von 65 Arten (nach Cunningham 8 von 33 Arten) der Insel eigen[32]. Die Küstenfische der Hawaiischen Inseln weichen, bei meist gleichen Gattungen, artlich von denen Polynesiens erheblich ab, während sich die entsprechende Fauna Mikronesiens sehr wenig von der Polynesiens unterscheidet, offenbar infolge der geringeren Entfernung[33]. Die Küstenfische des antarktischen Meeres bilden in bestimmten Bezirken, wie Feuerland, Falklands-Inseln, Südgeorgien, Südshetlands und Grahamland, ähnliche Genossenschaften, in denen die einzelnen Typen als stellvertretende Arten, Unterarten und Rassen wiederkehren[34].

Schließlich genügt bei festsitzenden oder wenig beweglichen Tieren, die über ein großes, mannigfache Lebensbedingungen bietendes Gebiet verbreitet sind, schon der Mangel an Vagilität, ohne daß besondere Schranken hinzukommen, um eine für die Artumbildung genügende Isolierung herbeizuführen. Schon bei der Flunder (*Pleuronectes flesus*), die immerhin noch freiere Beweglichkeit besitzt, ist der Unterschied zwischen den Stücken von der deutschen und englischen Nordseeküste (Plymouth) so, daß dort 30 %, hier nur 5,36 % linksäugige vorhanden sind[35]. Bei dem Seestern *Solaster papposus* der nordeuropäischen Meere schwankt die Zahl der Arme zwischen 10 und 14; aber die Stücke derselben Örtlichkeit haben fast durchgehends die gleiche Armzahl; an manchen Stellen überwiegen die 10armigen, an andern die 11armigen, bei Tenby an der englischen Küste die 12armigen, an einer Strecke in Grönland 13armige, die Stücke im Kattegatt sind 14armig; gleichzeitig stimmen aber die Stücke des gleichen Fundorts auch in anderen Merkmalen (Ausbildung des Rückenskeletts, Zahl der Paxillen) überein[36]. Ähnlich weisen die Seesterne der Gattung *Pentaceraster*, die durch den ganzen Indik und Pazifik verbreitet sind, eine Fülle verschiedener Formen auf, die eine innig zusammenhängende Formenkette bilden und trotz der großen Unterschiede, die die einzelnen Typen zeigen, durch die mannigfachsten Übergänge so verbunden sind, daß sie, streng genommen, alle nur als Varietäten einer einzigen Art, *P. mamilatus*, bezeichnet werden müßten[37]. Das gleiche gilt für manche Schwämme, bei denen die Vagilität sehr gering ist und sich auf die wohl meist sehr kurze Dauer der Larvenzeit beschränkt. So konnte Vosmaer[38] 32 „Arten" von *Spirastrella*, die in Pazifik, Indik und Atlantik in geringen Tiefen sehr verbreitet ist, unter Nachweis der Übergänge zu einer einzigen vereinigen. Ähnlich sind die erwachsenen Stücke von *Geodia agassizii* von der pazifischen Küste Nordamerikas von 9 verschiedenen Fundorten mehr oder weniger verschieden, wobei die Unterschiede zwischen

den Stücken weit getrennter Örtlichkeiten größer sind als zwischen solchen näher benachbarter; eine Trennung in Arten oder Unterarten war aber wegen der biometrischen Übergänge nicht angängig[39]. Die Riffkorallen sind wegen ihrer Veränderlichkeit und Anpassungsfähigkeit berühmt, und in ihrem Verbreitungsgebiet wechseln die äußeren Lebensbedingungen so sehr, daß oft fast jeder einzelne Stock in besonderer Weise beeinflußt wird, daher treten hier fast so viele Modifikationen auf, als Stöcke vorhanden sind, und die Variabilität wird außerordentlich groß[40].

Räumliche Sonderung in den Binnengewässern: Am günstigsten liegen die Bedingungen für häufiges Auftreten räumlicher Sonderung in kleine und kleinste Bezirke für die Binnengewässer. Die stehenden und fließenden Gewässer bieten darin ähnliche Verhältnisse: immer sind es Wassermassen von verhältnismäßig geringer Größe, die in großer Zahl ohne Verbindung nebeneinander liegen, durch Schranken getrennt, deren Überwindung für die meisten Bewohner große Schwierigkeiten bietet. Ein See, ein Teich, ein Sumpf, ein Tümpel sind rings von Land umgeben wie eine Insel vom Meere; es sind meist Becken von geringer Ausdehnung, noch nicht 30 haben mehr als 1000 km² Oberfläche; viele sind sehr klein. Die Flüsse sind an ihrem Ursprung durch Wasserscheiden, an ihrer Mündung durch das Meer getrennt, das für ihre Bewohner ebenfalls eine Schranke bedeutet. Nur selten sind Verbindungen zwischen mehreren Flußsystemen vorhanden, wie der Cassiquiare zwischen Amazonas und Orinoko. Dazu sind die Lebensbedingungen, besonders in stehenden Gewässern, sehr verschieden; die Temperatur und ihr Wechsel mit den Tages- und Jahreszeiten, der Gehalt an chemischen Stoffen, anorganischen wie organischen, die Beschaffenheit des Untergrundes, der Bewuchs der Ufer bedingen fast für jedes dieser Gewässer eine besondere Eigenart im schroffsten Gegensatz zu der Gleichartigkeit der Bedingungen im Weltmeer. So liegen denn in den Binnengewässern die Voraussetzungen für die Umbildung der Arten überaus günstig. Nirgends findet man in weiter Verbreitung eine so große Variabilität wie bei den Bewohnern der Binnengewässer. Allerdings wechselt die Neigung zu Umbildungen auch hier bei den verschiedenen Gruppen mit der Fähigkeit, aktiv oder passiv die Schranken zu überschreiten, mit Vagilität und Verschleppbarkeit.

Die Beispiele für die Formenmannigfaltigkeit der Arten in den Binnengewässern sind sehr auffällig. So wurde die Muschelgattung *Anodonta*, von der wir jetzt mit Clessin in Mitteleuropa zwei Arten annehmen, von Küster in 26 Arten gespalten; ja neuere französische Forscher machten mehr als 200 daraus. Die Formen sind in Umriß, Größe und Dicke der Schale (Abb. 5), in Färbung der Oberfläche und der Perlmutter sehr verschieden, aber durch lückenlose Übergänge miteinander verbunden[41]. Ähnlich ist es mit den Erbsenmuscheln *(Pisidium)*, der Dreiecksmuschel *Dreissena*, die nicht umsonst den Artnamen *polymorpha* trägt, und mit den Teich- und Tellerschnecken *(Limnaea, Planorbis)*. In den Seen des Gebietes, das zur Eiszeit mit Binneneis bedeckt war, also den schottischen, baltischen

und Voralpenseen, lebt die Salmonidengattung *Coregonus* in einer Anzahl von Arten, die von so wechselnder Form sind, daß fast jeder gut begrenzte See eine eigene gut begrenzte Abart von einer oder

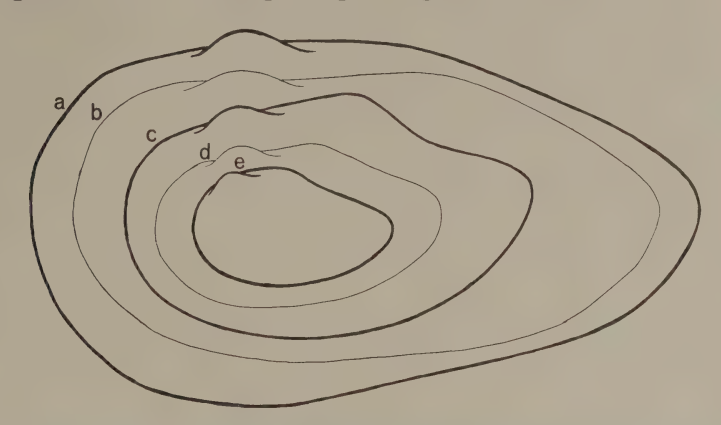


Abb. 5. Umriß, mittlere Größe und Schalendicke (dicker Kontur = dicke Schale) bei den Variationszentren der Formenkreise von *Anodonta cygnea:* a) *cygnea typ.*, b) var. *cellensis*, c) var. *piscinalis*, d) var. *anatina*, e) var. *lacustrina.* Nach O. Buchner.

mehreren Arten besitzt; dabei nimmt mit zunehmender Entfernung der Seen voneinander auch der Grad der Ähnlichkeit ab. Ebenso wechseln die kleinen Cladocerenarten, vor allem die Arten der Gattung *Bos-*

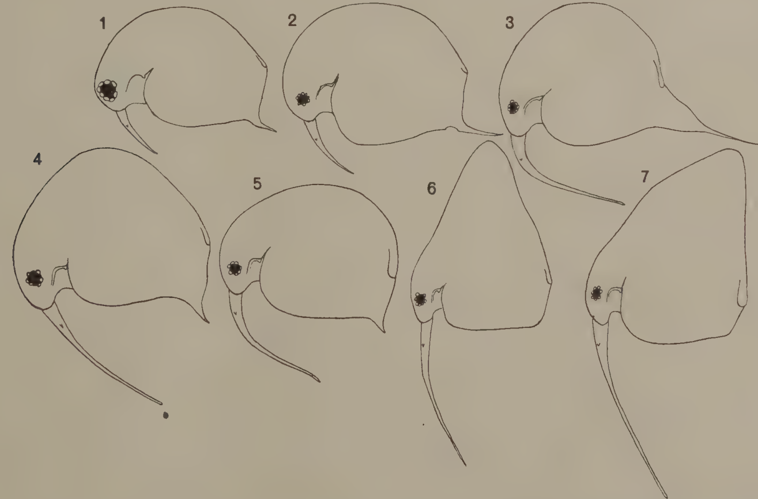


Abb. 6. *Bosmina coregoni* aus verschiedenen Seen des baltischen Seengebietes (Hochsommerformen), 1 Paarsteiner See, 2 Rzumo See, 3 Wolziger See, 4 Luggewieser See, 5 Steinkruger See, 6 Dlusitscher See, 7 Wolziger See. Nach F. E. Rühe.

mina, ihre Tracht von See zu See [42]) (Abb. 6). Jeder der großen Seen des nördlichen Nordamerika hat seine eigenen Formen von einer oder mehreren Arten „Seeheringen“, d. i. Salmoniden von der Gattung *Leucichthys* [43]).

Allerdings sind diese Abänderungen wohl in der Hauptsache durch die besonderen Lebensbedingungen in den verschiedenen Gewässern bedingt und beruhen nur zum geringen Teil auf Kreuzungsverhinderung, es sind mehr Modifikationen als erbliche mutative Umwandlungen der Arten. Verpflanzungsversuche mit *Anodonta* haben gezeigt, daß die Nachkommenschaft von dem Muttertier abweicht nach Maßgabe der abweichenden Verhältnisse des neuen Wohngewässers. *Bosmina* ändert leicht und ausgiebig ab bei experimenteller Veränderung der Wasserbeschaffenheit (Zusatz von Jauche, Torfabkochung, geringen Salzmengen)[44]. Die in den Weißen See (Hochvogesen) überpflanzten Coregonen haben eine neue Lokalform gebildet[45], ebenso die in den Jahren 1866 und 1872 in den Laacher See eingesetzten Bodensee-Sandfelchen (*Coregonus fera*)[46].

In den fließenden Gewässern sind im allgemeinen die Unterschiede der Lebensbedingungen geringer. Zwar kommen auch hier zuweilen bedeutende Abweichungen in der Beschaffenheit des Wassers und damit auch der tierischen Bewohnerschaft von Bächen und Flüssen vor; die Schwarzwasserflüsse Südamerikas mit ihrem hohen Gehalt an Humusstoffen unterscheiden sich in ihrer tierischen Bewohnerschaft wesentlich von benachbarten Flußläufen, und in den von Moorwasser gespeisten Bächen Skandinaviens fehlen die alpinen Strudelwürmer[47]. Doch das sind Ausnahmen. Deutlicher aber treten hier die Folgen der Kreuzungsverhinderung durch räumliche Sonderung hervor. Die verschiedenen großen Flußgebiete Deutschlands z. B. haben verchiedene Arten und Varietäten von Muscheln: das Rheingebiet *Unio batavus*, *U. pictorum grandis*, *U. tumidus*, *Pseudanodonta elongata*, das Donaugebiet *Unio cytherea*, *U. pictorum platyrhynchus*, *Pseudanodonta compacta*, die norddeutschen Flüsse *Unio crassus*, *U. pictorum pictorum*, *U. tumidus*, *Pseudanodonta complanata*[48]. Die ganz unabhängig zum Atlantik strömenden, durch spärlich bewässerte Ebenen getrennten Flüsse Patagoniens zeigen in jedem Flußsystem eine eigene Reihe von Süßwassermollusken, die in hohem Grade nach Art oder Rasse von denen der übrigen Flüsse abweichen[49]. Die weit verbreitete, in Afrika, Bengalen und Celebes gefundenen Süßwassergarnele *Caridina nilotica* weist außer der Art im Nil noch acht verschiedene Arten auf[50]. In den Flüssen Mittel- und Südamerikas südlich bis zum La Plata hat sich die Fischgattung *Rhamdia* (*Pimelodus*) in zahlreiche (mindestens 15) Arten gespalten, die den einzelnen Flußgebieten eigen sind[51], und in Nordafrika beherbergen verschiedene Ströme auch verschiedene *Barbus*-Arten[52].

Aber die Erscheinungen mutativer Umbildung von Arten infolge räumlicher Sonderung sind bei den Tieren der Binnengewässer nicht auffälliger als bei denen des Meeres. Nach der überreichen Fülle getrennter Wohnplätze sollte man eine viel größere Mannigfaltigkeit der Arten erwarten, als sie in Wirklichkeit vorliegt. Die oben aufgeführten Modifikationen von Mollusken, Krebstieren und Fischen sind ja doch meist vergängliche Bildungen, die unter dem unmittelbaren Einfluß der

jedesmaligen Lebensbedingungen stehen und nicht erblich fixierter fester Besitz der Art sind; sie verteilen sich auf nur sehr wenige Arten. Die Artbildung ist nicht rege bei den Süßwassertieren. In Afrika z. B., wo die Flußsysteme vielfach zusammenhängen, zeigen Nil, Niger, Gambia, Senegal, Kongo, Sambesi im allgemeinen die gleichen Grundzüge der Fischfauna[53]), und die Mollusken des oberen Kongogebiets schließen sich denen des Nilgebiets an, ja es kommen sogar identische Arten *(Aetheria caillaudi)* in beiden vor[54]).

Bei vielen wirbellosen Bewohnern der Binnengewässer kann man sogar weltweite Verbreitung feststellen. Die Tiere des Süßwasserplanktons sind zum großen Teil (Copepoden mit Ausnahme der Centropagiden, Cladoceren) Kosmopoliten[55]). Von Bodentieren sind Protozoen und Rädertiere sehr weit verbreitet; unter 36 Arten und Varietäten von Rhizopoden aus Deutsch-Ostafrika fand Schaudinn[56]) nur drei neue, und von 213 Arten Rädertieren ebendaher sind nur 21 endemisch[57]). Der Süßwasserschwamm *Ephydatia fluviatilis* kommt in Europa, Nordamerika, Südafrika, Australien und im malayischen Archipel vor, und die meisten Gattungen zeigen eine sehr weite Verbreitung. Die Süßwasser-Coelenteraten (einschließlich der Schwämme) Australiens gehören alle zu Gattungen, die auch in Europa vorkommen; zwei Arten *Hydra* und drei Arten *Spongilla* stimmen mit europäischen Arten überein[58]). Auch bei den rhabdocoelen Strudelwürmern des Süßwassers finden sich viele weitverbreitete Arten[59]). Das sind allerdings lauter Tierformen, die wegen ihrer gegen Vertrocknung geschützten Dauerzustände für Verschleppung und Verwehung überaus geeignet sind und noch dazu oft in austrocknenden Gewässern vorkommen, so daß sie mit dem Schlamm verschleppt oder als Staub durch den Wind weithin getragen werden können.

Aber auch bei den Schnecken und Muscheln der Binnengewässer ist die Verbreitung nicht nur der Gattungen, sondern auch vieler Arten eine überraschend weite, obgleich sie doch nicht imstande sind, über Land zu wandern. Die Gattungen *Limnaea, Physa, Planorbis, Ancylus, Unio* sind weltweit verbreitet. Selbst das sonst so eigenartige Neu-Seeland mit seiner strengen Isolierung hat unter 10 Gattungen von Binnenmollusken nur eine eigene, Südafrika und die Antillen haben keine solche, obgleich es ihnen an endemischen Landschnecken nicht fehlt. *Limnaea stagnalis*, unsere große Teichschnecke, findet sich in Europa, Nordasien bis zum Amurland, Turkestan, Afghanistan, Nordpersien und Kaschmir, Grönland, Nordamerika vom Atlantik bis zum Pazifik und von Nordkanada und Britisch Columbia bis Texas. Ähnlich weit sind andere *Limnaea*-Arten, *Planorbis albus, Anodonta cygnea, Sphaerium corneum* und *Pisidium pusillum* verbreitet[60]). — Auch für die Süßwasserinsekten gilt ähnliches. In keiner anderen Käferfamilie gleichen sich die tropischen und außertropischen Arten so wie bei den Dytisciden; manche der Arten sind über drei oder vier Erdteile verbreitet; die Gattungen *Dytiscus, Cybister, Colymbetes, Haliplus* haben ein überaus weites Vorkommen, ebenso die Hydrophiliden-Gattungen

Berosus, *Hydrophilus* u. a. Unter den Dytisciden ist *Eunectes sticticus* in allen fünf Erdteilen, *Cybister tripunctatus* fast ebensoweit verbreitet[61]. Auch von den Wasserwanzen sind einige Gattungen (*Ranatra*, *Notonecta*) von sehr weiter Verbreitung.

Hier liegt ein Widerspruch vor zwischen der starken räumlichen Sonderung der Wohnplätze für die Süßwassertiere einerseits, der geringen Differenzierung der Süßwasserfaunen andererseits. Man sollte bei den Süßwassertieren, bei der weitgehenden Gelegenheit zur Umbildung eine viel mannigfachere Formenfülle, eine reichere Spaltung in Familien, Gattungen und Arten erwarten. Das Vorkommen derselben Arten sowohl in Binnengewässern der Tropen wie in solchen der kalten Gebiete kann unmöglich damit erklärt werden, daß „im Wasser die äußeren Lebensbedingungen gleichmäßiger seien als in der Luft"[62]; daß das nicht zutrifft, zeigt sich ja gerade in der Bildung der zahlreichen Lokalrassen. Der Widerspruch löst sich durch die Erklärung, die Th. Belt[63] für die weitgehende Ähnlichkeit der Süßwasserorganismen über die ganze Erde gibt: sie gründet sich auf die Unbeständigkeit der Binnengewässer, stehender wie fließender, in Zeit und Raum.

Die stehenden Binnengewässer der Erde sind im allgemeinen von sehr beschränkter Lebensdauer; eine Menge von Erscheinungen wirken zusammen, sie zu vernichten. Die Flüsse und Bäche füllen die Seen der Gebirgsränder mit Geröll. So wird der Bodensee durch die Tätigkeit des Rheins beständig verkleinert, und man kann berechnen, daß er in 12500 Jahren ausgefüllt sein wird; die Lebensdauer des Genfer Sees, dem die Rhone jährlich 2000000 m³ Sinkstoffe zuführt, wird auf 45000 Jahre[64], die des Vierwaldstädter Sees auf 23000 Jahre berechnet. Flachere Teiche und Altwasser, deren Ufer mit reichem Pflanzenwuchs bedeckt sind, verlanden allmählich durch Einwuchern der Vegetation von den Ufern her: die Reste der Pflanzen erhöhen mehr und mehr den Boden; Moor, Sumpf und Röhricht dringen immer weiter gegen die Mitte vor und beschränken die freie Wasserfläche, um sie schließlich ganz zu füllen. Das Rhinluch bei Kremmen (Osthavelland) z. B. ist der Rest eines großen Gewässers und war noch im Mittelalter ein ansehnlicher See, ähnlich den jetzigen Havelseen; jetzt sind in dem moorig-sumpfigen, von zahlreichen Wassergräben und Torfgruben durchzogenem Gebiet als letzte Reste nur noch zwei kleine Seen, der Bützer See und der Kremmener See, vorhanden, deren letzterer binnen 50 Jahren von 390 ha auf 169 ha Fläche zurückgegangen ist[65]. In Tirol sind nach alten Karten in 100 Jahren 118 Seen verschwunden oder zu Sümpfen geworden[66]. So wurden im Laibacher Moor (Oberbayern) ein großes Schiff und Pfahlbaureste gefunden, ebenso solche unter dem Torf des Schussenrieder Moors in Oberschwaben[67].

Viele Seen fallen der Austrocknung anheim, und mit ihnen geht ihre tierische Bewohnerschaft zugrunde. Während wenigstens eines Teils der Quartärzeit waren die wüsten Täler des Great Basin in Nord-

amerika (West-Utah und West-Nevada) gewaltige Seenbecken, die von den Geologen als Lake Bonneville und L. Lahontan bezeichnet werden; der Spiegel des letzteren lag zur Zeit seiner größten Füllung etwa 160 m über dem des heutigen Pyramid Lake [68]. Vor, geologisch gesprochen, kurzer Zeit war der größte Teil des Waterberg-Distrikts in Transvaal von einem großen See bedeckt [69]. Viele transuralische Seen sind im Eintrocknen begriffen; der Sary Kupa z. B. unter 50° nördl. Br., einst ein elliptisches Becken mit einer Längsachse von über 100 km, ist jetzt in 20 größere Weiher zerstückt [70]. Der Ngami-See in Betschuanaland war noch vor 50 Jahren ein wirklicher See; jetzt ist er ein im Schwinden begriffener Sumpf. Für die Seen von Hochtibet konnte Sven Hedin auf seinen verschiedenen Reisen den Vorgang des Eintrocknens verfolgen.

Mit diesen Gewässern gehen auch ihre Faunen zugrunde, ehe sich die Tiere wesentlich umbilden konnten, oder es werden die Anfänge der Artumbildung im Beginn vernichtet.

Gleichzeitig entstehen aber beständig neue Seen und Teiche. Manche bilden sich durch Abschnürung von Fjorden oder anderen Meeresteilen; andere kommen durch Einsturz, z. B. im Karstgebirge, und Auslaugung in Gipsgegenden (Seen von Sparenberg bei Berlin oder von Segeberg in Schleswig-Holstein) zustande; Verwerfungsspalten gaben anderen den Ursprung; Kraterseen bilden sich neu, wie die Eifelmaare, der Trasimenische See, der See des Monte Nuovo bei Neapel; Abdämmung durch Bergrutsche und Schuttkegel läßt im Gebirge neue Wasserbecken auftreten; durch Gletschertätigkeit entstehen Moränenseen, wie solche in großer Anzahl im Alpenvorland als Reste der Eiszeit noch jetzt bestehen. Diese alle werden von anderen Binnengewässern her neu bevölkert. Sofern sie einen Abfluß haben, können durch diesen Fische und Bodentiere eindringen; die Hauptmasse der Lebewesen aber wird durch Verschleppung hingelangen, vor allem die Planktontiere. Dadurch werden zahlreiche Bewohner des Süßwassers durch Auslese auf leichte Verschleppbarkeit gezüchtet. Aber auch diese Wasserbecken haben nur eine beschränkte Lebensdauer. So wird die Tierbevölkerung immer wieder von einem Wasserbecken auf das andere übergeimpft, und damit die Isolierung ausgeschaltet und die Artumbildung beständig unterbrochen. So erklärt sich die Ähnlichkeit in der Bevölkerung der stehenden Binnengewässer.

Auch bei den Flüssen ist die Lebensdauer beschränkt, aber bei weitem nicht in dem Maße wie bei den stehenden Gewässern. Freilich können auch sie ganz verschwinden, wie die leeren Flußbetten der tibetanischen Wüsten oder des südwestlichen Afrika zeigen. Häufiger aber ändern sie ihren Lauf und treten miteinander in wechselnde Verbindung. Es sind z. B. geologische und biologische Anhaltspunkte dafür vorhanden, daß die Rhone von der Quelle bis zum Genfer See, die Aare und ihre Nebenflüsse und der Hochrhein einst mit dem Donaugebiet in Verbindung standen und nach dem Schwarzen Meere abwässerten; der Donau floß wahrscheinlich auch der Oberlauf des

Neckar zu. Die großen afrikanischen Stromsysteme stehen noch jetzt sämtlich an irgendeiner Stelle miteinander in Verbindung, und im Quartär waren die Verbindungen noch mannigfaltiger, indem der Tsad-See eine Verknüpfung von Senegal und Nil herstellte[71]). Damit wird auch für die Flüsse die räumliche Sonderung immer wieder unterbrochen und die Artbildung verlangsamt.

Es gibt jedoch eine Anzahl großer Süßwasserbecken, deren Tierwelt in auffälliger Weise von jener der überwiegenden Mehrzahl abweicht und in ihrer Zusammensetzung deutlich die Folgen lang andauernder Sonderung zeigt: viele endemische Arten und Gattungen, oft auch starke Aufspaltung einzelner Gattungen in Arten als Zeichen einer Differenzierung für verschiedene Lebensbezirke im gleichen, abgeschlossenen Wohngebiet. Alle diese Wasserbecken zeichnen sich durch bedeutende Ausdehnung und Tiefe aus. Es sind der Baikalsee (35000 km², 1373 m tief), die zentralen Seen von Celebes, der Posso-See (420 km², 312 m tief), der Towuti-See (etwa 160 km², 152 m tief) und der Matanna-See (um 800 km², über 480 m tief) und der Tanganyika-See (35000 km², 590 m tief), wohl auch der Kaspi-See (439000 km², 946 m tief).

Der Baikalsee enthält nicht viele Tiergruppen, aber die vorhandenen sind reich an verschiedenen Formen[72]). Von Strudelwürmern kommen in ihm 79 Arten Süßwassertrikladen, fast zwei Fünftel aller bekannten Arten vor, von denen 65 nur hier gefunden sind; davon gehören 37 der Gattung *Sorocelis* an[73]). Von 18 oligochäten Ringelwürmern weisen die Gattung *Lamprodrilus* 7 und *Teleuscolex* 3 endemische Arten auf, und der Bau dieser Formen ebenso wie des Tubificiden *Lycodrilus* deuten auf ein hohes Alter hin[73]). Dazu kommen 2 festsitzende Polychaeten von der endemischen Gattung *Dybowscella*, also aus einer Gruppe, die im Süßwasser sehr selten ist[74]). Von 33 Schneckenarten sind 32 nur hier gefunden; die Gattung *Hydrobia* hat hier 5 endemische Untergattungen; eigen ist auch die Limnaeengattung *Choanomphalus* mit 3 Arten. Von Krebstieren ist besonders ein echter Harpacticide bemerkenswert, da sonst diese Gruppe nur marin und submarin vorkommt; er bildet eine endemische Gattung: *Harpacticella*[75]); sonst sind planktonische Krebstierchen sehr spärlich vorhanden. Überraschend ist dagegen die Formenmannigfaltigkeit der Flohkrebse (Gammariden) und ihre unendliche Menge; sie kommen bis in große Tiefen hinab vor und sind dort augenlos. Die über 300 Arten gehören zum Teil endemischen Gattungen an; darunter ist die Gattung *Constantia* mit nur einer Art, die im tiefen Wasser frei schwimmend lebt und einen durchscheinenden Körper besitzt[72]). Selbst von den Fischen mit ihrer größeren Vagilität, denen die Angara eine Verbindung mit der Außenwelt bietet, sind 35% der Arten (9 von 26) und einige Gattungen, ja selbst eine Familie, die Süßwassermakrelen (Comephoriden) mit 2 Arten in der Gattung *Comephorus*, endemisch[73]). Durch die Angara ist zweifellos der Omulj-Lachs in den See gelangt, der auch im Eismeer lebt, wie er auch in dem verhältnismäßig kleinen

1
see Zool. Anz. 61, 247

Gebirgssee Madshar vorkommt, dessen Abfluß bei Minusinsk in den Jenisej mündet. Das ist wohl auch der Weg gewesen für den Baikalseehund (*Phoca sibirica*), der auch in einem anderen kleinen Alpensee, dem Oron, vorkommt[76]. Nach alledem nimmt die Tierwelt des Baikalsees eine Sonderstellung ein und zeigt zahlreiche altertümliche Züge.

Der Tanganyika-See liegt weit offener als der von Gebirgen rings umgebene Baikalsee, und in der weiteren Umgebung befinden sich zahlreiche große Seen. Es ist daher nicht zu verwundern, daß er manche weitverbreitete Tierarten enthält, wie das Moostierchen *Plumatella repens* und manche Rädertiere. Daneben aber besteht eine Fauna, die an Eigenart und Geschlossenheit der des Baikalsees nicht nachsteht. Von 402 im See gefundenen Tierarten sind 293 endemisch, von 168 Gattungen 57[77], eine Eigenartigkeit der Fauna, die alle übrigen Seen Mittelafrikas weit übertrifft. Die Bryozoengattung *Arachnoidia* kommt nur hier vor. Sehr eigenartig sind die Krebstiere. Von 22 Muschelkrebsen (Ostracoden) sind 21 nur von hier bekannt; davon gehören 12 zu der Gattung *Paracypria* (bisher nur von den Chatham-Inseln östlich von Neu-Seeland bekannt), acht zu *Cypridopsis*, vielleicht eine eigene Untergattung bildend. Von 29 Copepodenarten gehören sieben zu der Gattung *Schizopera* (von anderswo nur eine Art bekannt); sieben neue *Cyclops*-Arten mit gemeinsamen Eigentümlichkeiten stehen dem *C. serrulatus* nahe; die Gattung *Ergasiloides* mit drei Arten ist dem See eigen[78]. Von neun Arten Karpfenläusen (Branchiura) sind sieben dem See eigen, während die übrigen afrikanischen Seen meist nur eine Art haben[79]. Von den langschwänzigen Süßwasserdekapoden, die in den Nachbarseen nur durch eine Art vertreten sind, enthält der Tanganyika 12 Arten, von denen 11 zu der Familie der Atyiden, und zwar zu drei wahrscheinlich endemischen Gattungen *Limnocaridina* (7), *Caridella* (2) und *Atyella* (2) gehören[80]. Von Süßwasserkrabben gehören zwei zu der in Afrika allgemein verbreiteten Gattung *Potamon*, drei zu der endemischen Gattung *Platytelphusa*[81]. Mindestens neun Schneckengattungen sind dem See eigen, und diese zeigen dadurch ein besonderes Gepräge, daß sie durch die Form ihrer Gehäuse an Meeresschnecken erinnern (Abb. 7); sie leben meist im tiefen Wasser, während die oberen Schichten durch *Planorbis*, *Limnaea*, *Ampullaria*, *Bithynia* u. a. bevölkert werden. Von 146 Fischarten des Sees sind ihm 121 eigen; fast zwei Drittel der Fische (73) sind Cichliden, von denen 15 Gattungen endemisch sind; dazu kommen zwei endemische Welsgattungen[82].

Der Posso-See im innern Celebes stimmt mit jenen beiden in der Eigenartigkeit der Schneckenbevölkerung überein. Von 21 Arten und Unterarten sind 16 endemisch. Der Grundzug der hier vorkommenden Formen ist entschieden altertümlich; die Melanien gehören mit Ausnahme von zwei weitverbreiteten Arten jener Gruppe an, die nach Bau des Deckels und der Radula als Alt- oder Palaeomelanien unterschieden werden; eine endemische Gattung mit schwieligem Mundsaum wurde als *Tylomelania* abgetrennt. Dazu kommt eine weitere endemische Gattung, *Miratesta*. Eine Fauna von ähnlicher Sonderstellung beherbergen

die beiden großen Seen Matanna und Towuti im Norden der südöstlichen Halbinsel von Celebes, die tektonisch in der Fortsetzung derselben Mulde liegen, die auch den Posso-See trägt[83]). Der Reichtum an Stücken ist im Posso-See sehr groß, so daß die toten Schalen stellenweise den Strand dicht bedecken.

Durch ähnlich tiefgreifende Differenzierung der Gattungen erinnert der Kaspi-See an die bisher betrachteten. Der 13 Pseudocuma-Arten wurde schon gedacht (vgl. S. 75). Von 26 Schneckenarten gehören 19 zu endemischen Gattungen (*Micromelania* mit sechs Arten, *Caspia* mit sieben Arten, *Clessinia*, *Nematurella*)[84]), und unter den Fischen hat die Clupeidengattung *Clupeonella* 10 endemische Arten im Kaspischen See[85]). Im übrigen zeigt der See neben dieser eigenartigen Bevölkerung sichere Reliktenformen, wie den arktischen Copepoden *Limnocalanus grimaldii*, der auch als Relikt der Glacialfauna im Finnischen

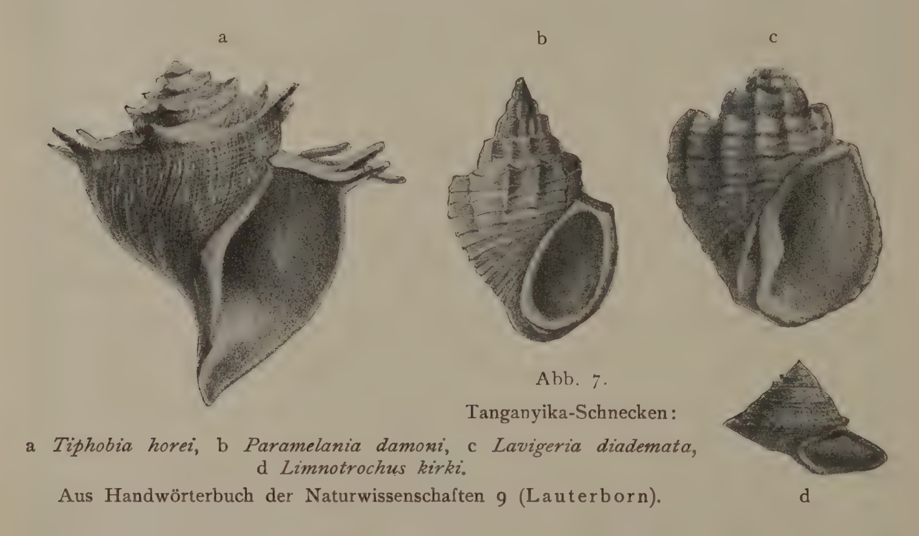


Abb. 7.
Tanganyika-Schnecken:
a *Tiphobia horei*, b *Paramelania damoni*, c *Lavigeria diademata*, d *Limnotrochus kirki*.
Aus Handwörterbuch der Naturwissenschaften 9 (Lauterborn).

und Bottnischen Meerbusen vorkommt[86]). Auch kommen drittens Arten vor, die aus dem Süßwasser eingewandert sind. Eine so langdauernde abgeschlossene Entwicklung wie die vorigen scheint er nicht gehabt zu haben.

Wegen der Besonderheit ihrer Tierwelt sind der Baikalsee und der Tanganyikasee früher mehrfach als Reliktenseen, d. h. ausgesüßte Meeresbecken, angesprochen worden, aber zu Unrecht. Zwar haben einige ihrer Bewohner Ähnlichkeit mit Meeresformen. Der Schwamm *Lubomirskia* des Baikalsees kommt auch im Beringsmeer vor, und die Röhrenwürmer der Gruppe *Dybowscella* sind die einzigen Vertreter dieser Gattung im Süßwasser. Ebenso erinnern im Tanganyika die Süßwassermeduse *Limnocnida tanganyicae*, die Copepodengattung *Schizopera* und die von Moore[87]) als „halolimnisch" bezeichneten eigentümlichen Schneckengattungen an Meerestiere. Aber es darf nicht vergessen werden, daß alle Süßwassertiere in letzter Linie aus dem Meere

stammen, und daß die seltenen besonders altertümlichen Formen dann unter den jüngeren, allgemeiner verbreiteten Süßwasserbewohnern leicht durch abweichende Gestalt auffallen werden. Es sind eben die Faunen der genannten Seen die einzigen noch erhaltenen Reste alter Süßwasserfaunen. Die Schneckenformen des Tanganyika, die Moore als Meeresrelikte anspricht, zeigen zum Teil mit fossilen Süßwasserformen eine auffällige Ähnlichkeit, so *Paramelania* (Abb. 7b) mit *Pyrgulifera*, *Syrnolepsis* mit *Fascinella* aus der unteren und mittleren Kreide Europas und Amerikas[88]). Gerade aus den nächstliegenden, den ost- und westafrikanischen Meeren sind keine Schnecken bekannt, die denen des Tanganyika recht ähnlich wären. Bei echten Relikten aber findet sich die nächste Verwandtschaft in den Nachbarmeeren, wie z. B. *Cottus quadricornis*, *Mysis relicta* und *Pontoporcia affinis* der Seen Schwedens und Livlands ihre Verwandtschaft in der Ostsee haben. Im übrigen erscheint es bedeutungsvoll, daß im Tanganyika die jüngeren Schnecken jene alten zum Teil in die Tiefe des Sees verdrängt haben: *Tiphobia* (Abb. 7a) und *Bathyanalia* beginnen erst bei 75 und 110 m Tiefe. Daß der jetzige Baikalsee niemals marin gewesen ist, geht auch daraus hervor, daß auf den benachbarten Gebieten aller Boden aus Süßwasserablagerungen besteht.

Räumliche Sonderung auf dem Lande: Von Landgebieten zeigen zweifellos die Inseln die wirksamste räumliche Sonderung. Sie sind mit Teichen und Seen darin vergleichbar, daß sie ringsum von einer Schranke umgeben sind; aber sie sind nicht vergänglich wie diese Binnengewässer. Daher beherbergen die Inseln vielfach eine Fülle eigener Arten und Gattungen; ja auf manchen finden sich selbst eigene Familien. Dabei stuft sich die Menge eigener Formen ab nach der Erreichbarkeit der Inseln; je weiter sie von dem nächsten dichter bevölkerten Gebiet, im allgemeinen vom nächsten Festland entfernt sind, um so zahlreicher pflegen die endemischen Arten zu sein; auch macht es einen Unterschied, ob sie in Gegenden mit regelmäßig wehenden Winden oder, wie die Galápagos-Inseln, in windstillem Gebiet liegen — denn davon wird die Zufuhr von Tieren oder deren Keimen mit abhängen. Endemismen aber finden sich auf Inseln am zahlreichsten bei solchen Tiergruppen, für die die Möglichkeit, die Insel zu erreichen, am geringsten ist, die also selten oder nie Nachschub von der Stammart bekommen. So sind die eigenen Formen bei Mollusken und Reptilien zahlreicher als bei Insekten, und bei diesen wieder häufiger als bei Fledermäusen und Vögeln. Solche Unterschiede lassen sich sehr ins einzelne verfolgen: die Antillen z. B. haben eine große Zahl von Süßwasserschnecken gemeinsam, während ihre Landschneckenfauna im allgemeinen von Insel zu Insel verschieden ist; jene werden als Laich leichter durch Stelz- und Schwimmvögel verschleppt, diese sind auf die Beförderung durch Treibholz angewiesen[89]).

Natürlich ist auch die Dauer der Isolierung von großer Bedeutung für den Betrag der Umbildung, den die Bewohnerschaft einer Insel erfahren hat. Aber wir haben nur selten für die Abschätzung dieses Zeit-

raums andere sichere Anhaltspunkte als gerade den Betrag der Abänderung bei Pflanzen und Tieren. Auf der ganz neu besiedelten Insel Krakatau (vgl. S. 51) sind bisher nur Tierarten gefunden worden, die schon von anderen Stellen bekannt waren. Auf manchen Inseln mit sehr gründlicher und langdauernder Isolierung begegnet uns wieder die weitgehende Aufspaltung einzelner Gattungen in Arten (vgl. S. 75).

Nahezu gleichgültig für die Menge der endemischen Formen ist es, ob die Insel früher mit anderen Gebieten im Zusammenhang stand oder ob sie als Vulkan- oder Koralleninsel aus dem Meere aufgetaucht ist und ganz von neuem bevölkert werden mußte; denn die räumliche Sonderung ist in beiden Fällen etwa gleich wirksam für die Umbildung der Arten. Die Zusammensetzung der Fauna freilich ist bei kontinentalen Inseln anders als bei ozeanischen; davon wird später (Kap. XXVI) die Rede sein.

Am gründlichsten isoliert sind wohl die Hawaiischen Inseln, die mehr als 3000 km von den nächsten Teilen des amerikanischen Festlands und ebenso weit von Samoa entfernt sind. Sie bilden eine Reihe von Vulkaninseln, die sich von NW nach SO über etwa 475 km erstreckt, und sind unter sich wiederum gut gesondert. An Endemismen finden sich auf ihnen große Reihen von Arten der gleichen Gattung und kleinere Reihen verwandter Gattungen, die sich zu Familien zusammenschließen. Von Landschnecken sind alle Arten eigen und drei Viertel der Gattungen ebenso. Darunter sind besonders die Achatinelliden bemerkenswert, eine Familie, die durch altertümlichen Bau der Mantelorgane und des Geschlechtsapparats ihr hohes Alter bezeugt und die mit der weitverbreiteten polynesischen Gattung *Partula* nur weitläufig verwandt ist[90]. Die Achatinelliden mit 14 Gattungen und mehr als 300 Arten sind den Inseln eigen. Manche Gattungen sind auf eine der Inseln beschränkt, so *Carelia* und *Catinella* auf Kauai, *Bulimella*, *Apex* u. a. auf Oahu, *Perdicella* auf Maui, *Eburnella* auf Lanai. Oft ist jedes der von den Berggipfeln ausstrahlenden Täler durch seinen eigenen besonderen Satz von Arten ausgezeichnet[91]. Von 3325 Insektenarten sind über 2700 den Inseln eigen; von 200 stacheltragenden Hymenopteren sind 170 endemisch; die Gattung *Odynerus* allein zählt 86 Arten und zerfällt in 2 gesonderte Gruppen wohl verschiedenen Ursprungs[92]. Von den Vögeln gehören die Schwimm- und Watvögel meist zu weitverbreiteten Arten, nur 5 von 24 sind eigen; dagegen sind die Sperlingsvögel durchweg eigen, und 9 Gattungen mit etwa 40 Arten bilden eine eigene Familie (Drepanididae); jede Insel, in der noch eine Strecke Urwald vorhanden ist, hat ihre eigene besondere Art von den verschiedenen Gattungen; von *Hemignathus* kommen auf Hawai, Oahu und Kauai je 2 Arten vor, eine größere und eine kleinere. Kaum einer dieser Vögel kann auf eine bekannte Gattung anderswo bezogen werden.

Ähnlich verhalten sich in vieler Hinsicht die Galápagos-Inseln, 5 große und 12 kleine Inseln, die etwa unter dem Äquator 900 km westlich von der amerikanischen Küste entfernt liegen. Zwei starke

Meeresströmungen, die eine vom Golfe von Panama, die andere von der Küste von Peru kommend, umspülen die Inseln; dagegen liegen sie in einem windstillen Gebiete. Die Landschnecken, deren Beförderung durch Strömungen geschieht, sind daher wenig spezialisiert; keine der Gattungen ist eigen, aber die 46 Arten sind meist endemisch[93]. Von den 46 Vogelgattungen, die auf den Inseln gefunden werden, sind 30 kosmopolitisch oder allgemein tropisch, 8 amerikanisch, 1 antarktisch, 1 pazifisch und 6 endemisch (Fringilliden). Die 66 Landvogelarten sind mit 2 Ausnahmen (dem in Amerika häufigen Reisvogel *Dolychonyx oryzivorus* und der weltweit verbreiteten Sumpfohreule *Asio flammeus*) alle eigen. Am artenreichsten sind die endemischen Gattungen; *Geospiza* mit 23, *Nesomimus* mit 9, *Certhidea* mit 8 und *Chamorhynchus* mit 13 Arten liefern bei weitem die Mehrzahl der Landvögel. Manche dieser Arten kommen nur auf einer Insel vor, andere auf mehreren, auf denen sie zuweilen wieder Unterarten bilden[94]. Sie weisen durch ihre Verwandtschaft zum Teil nach Amerika, zum Teil nach den Hawaiischen Inseln. Von den Riesenschildkröten, die so kennzeichnend für die Galápagos sind, werden auf 9 der Inseln nicht weniger als 14 Arten unterschieden[95]. Die Eidechsengattung *Tropidurus* kommt auf 12 Inseln mit je einer eigenen Art oder Unterart vor[96].

Im Gegensatz zu solchen festlandfernen Inseln seien die Azoren betrachtet als Beispiel einer Inselgruppe, die weniger scharf isoliert ist und damit der Tierzufuhr offener steht. Es sind 9 Vulkaninseln, die 1400 km von der portugiesischen Küste entfernt im Atlantik liegen. Ihre Tierwelt ist bei weitem weniger eigenartig. Von 71 Mollusken sind 33 eigen. Unter den Insekten sind die Käfer am zahlreichsten mit 74 einheimischen Arten, von denen 14 endemisch sind. Die eine Eidechsenart ist wahrscheinlich eingeführt und kommt auch in Madeira vor; von den 34 Brutvögeln ist nur einer (*Pyrrhyla pyrrhula murina*) eine endemische Unterart.

Anders liegen die Dinge mit Madagaskar. Von dieser großen Insel, die man einen kleinen Kontinent nennen könnte, ist sicher anzunehmen, daß sie früher mit dem afrikanischen Festland im Zusammenhang stand und wahrscheinlich auch noch andere Verbindungen hatte. Aber die Eigenart der Tierwelt zwingt zu der Annahme, daß dieser Zusammenhang zeitlich weit zurückliegt, daß also die madagassische Tierwelt eine lange ungestörte Entwicklung hinter sich hat. Die vorherrschende Regenwurmgattung *Kynotus* kommt nur hier vor und enthält 10 Arten. Unter den Schnecken hat die Gattung *Cyclostomus* hier eine reiche Entwicklung durchgemacht; die meisten und größten Arten der Gattung gehören dieser Insel an, außerhalb kommen nur wenige vor. Ebenso sind ihr die Helicidengattungen *Ampelita* und *Helicophanta* eigen[97]. Unter den Käfern sind die Cetoniden besonders eigenartig ausgebildet; von 46 Gattungen der Familie, die auf Madagaskar vorkommen, sind 42 der Insel eigentümlich[98]. Von den 103 Batrachierarten gehören 15 zu der eigenen Gattung *Mantidactylus*;

unter den Reptilien sind Schlangen und Eidechsen mit wenigen Ausnahmen durch endemische Gattungen (mit afrikanischer Verwandtschaft) vertreten. Es sei nur noch der Säuger gedacht. Von 28 Gattungen nichtfliegender Säuger sind nur 3 der Insel nicht eigen. Im übrigen haben sich im Schutz der Isolierung 3 endemische Familien bzw. Unterfamilien hier erhalten oder entwickelt: die altertümliche Insektenfresserfamilie der Centetiden mit 7 Gattungen und 18 Arten, die Nagerfamilie der Nesomyiden mit 7 Gattungen und mindestens 12 Arten und die Halbaffen-Unterfamilie der Lemurinen, 12 Gattungen mit gegen 50 Arten. Die Centetiden wiederum verteilen sich auf ganz verschiedene Lebensgebiete; sie leben igel- oder spitzmausartig (*Centetes*, *Ericulus* u. a.), oder sie haben sich dem Aufenthalt im Wasser angepaßt (*Limnogale* mit breitem, seitlich flachgedrücktem Ruderschwanz), oder sie graben nach Maulwurfsart im Boden (*Oryzoryctes*).



Sehr schön zeigt die tierische Bewohnerschaft der Insel Celebes, wie die artumbildende Wirksamkeit der räumlichen Sonderung aufs engste mit der Vagilität der Tiergruppen zusammenhängt. Der Insel sind eigen: von den Vögeln 28 $^0/_0$ der Arten (103 von 393), von den Säugern 40 $^0/_0$ (32 von 80), von den Reptilien 36 $^0/_0$ (29 von 83), von den Amphibien 40 $^0/_0$ (8 von 21), von den Landschnecken 79 $^0/_0$ (144 von 177) und von den Landplanarien 91 $^0/_0$ (20 von 22).

Festlandnahe Inseln zeigen im allgemeinen viel geringere Artumbildung und haben mit dem benachbarten Festland nicht nur die Gattungen, sondern oft auch die Arten gemein. So hat Trinidad so wenig Besonderheiten in seiner Tierwelt, daß es in zoologischer Hinsicht ganz zu dem benachbarten südamerikanischen Festland rechnet. Von den 65 Säugerarten und den 64 Arten von Reptilien sind nur ganz wenige eigen; von den 41 Süßwasserfischen sind 33 $^0/_0$ endemisch, meist lokale Anpassungen weit verbreiteter Arten, aber auch 2 eigene Gattungen[99]); von 63 Binnenmollusken sind nur 13, also 21 $^0/_0$ eigen[100]). — Ebenso stimmt die Tierwelt von Tasmanien in weitgehendem Maße mit der von Victoria südlich der Dividing Range überein. Häufig sind die Arten gleich oder durch stellvertretende Unterarten ersetzt; eigene Gattungen kommen bei den Landwirbeltieren nicht vor (von *Thylacinus*, dem Beutelwolf und *Sarcophilus*, dem „tasmanischen Teufel", abgesehen, die auf dem australischen Festland ausgestorben sind) und fehlen selbst bei Süßwasserfischen und Binnenmollusken. Die Zahl der eigenen Arten wechselt wiederum mit der Vagilität der betreffenden Tiergruppe; während von 203 Vogelarten nur 21 (10 $^0/_0$) eigen sind sind es bei den Landschnecken 81 $^0/_0$ (57 von 70 Arten)[101]).

Für die Umbildung isolierter Tierformen ist natürlich außer der Dauer der räumlichen Sonderung auch die Verschiedenheit der physikalischen Verhältnisse des abgesonderten Wohnplatzes von Wichtigkeit, wenn auch die dadurch hervorgerufenen Modifikationen nicht vererbt werden und daher nicht in den dauernden Besitz der Art übergehen. Aber auch ohne solche Verschiedenheiten von Klima und Untergrund wirkt räumliche Sonderung artbildend. Die Vogelgattung *Certhiola*

(Fam. *Coerebidae*) z. B. kommt in Westindien und auf dem benachbarten Festlande vor; während sie aber auf dem Festlande von Mexiko bis Peru und Brasilien nur in 4 Arten gespalten ist, finden sich auf den westindischen Inseln deren 16, indem fast jede Insel eine eigene Art besitzt[102]. In dem Rhio-Linga-Archipel, einer Reihe kleiner Inseln südöstlich von der malayischen Halbinsel längs der Ostküste Sumatras, dessen Oberfläche etwa 1 Neunzigstel von der von Sumatra beträgt, kommen nicht weniger als 8 verschiedene wohlunterscheidbare Unterarten von Zwerghirschen (*Tragulus*) vor, während auf ganz Sumatra und auf der Malayenhalbinsel nördlich bis Tenasserim alle Zwerghirsche einer Art (*T. napu*) angehören[103]. Es dürfte ausgeschlossen sein, daß die Lebensbedingungen auf diesen Inselchen größere Unterschiede aufweisen als auf der großen Fläche Sumatras und des Festlandsgebiets. Ebenso tritt die auf den Inseln des Ägäischen Meeres vorkommende Clausilienart *Albinaria coerulea* auf jeder der kleinen Inseln ihres Verbreitungsgebiets in einer besonderen Abart auf, trotz der großen Ähnlichkeit der Bedingungen gerade für Schnecken.

Auf den Festlandsgebieten ist eine so gründliche räumliche Sonderung, wie die Inseln sie bieten, nicht möglich. Immerhin kennen wir Fälle, wo einzelne Gebiete durch mächtige Schranken allseitig umschlossen sind. Ein Beispiel dafür bietet Hochtibet; es wird rings von hohen Gebirgen begrenzt, nördlich vom Kwen-lun, Altyn-tag und Nan-schan, südlich vom Himalaya. Hier lebt in Höhen von über 3600 m eine Säugerfauna, wie sie eigenartiger nirgends auf Festländern gefunden wird; von 28 Säugergattungen sind 5 diesem Gebiete eigen, von 46 Arten 30[104].

Hohe Berge oder Gebirgszüge, die sich vereinzelt aus der Ebene zu bedeutender Höhe erheben, sind für stenotherm-kälteliebende Tierformen in ähnlicher Weise räumlich gesondert wie Inseln, indem sie allseitig von den wärmeren, für jene Tiere unpassierbaren Ebenen umgeben sind. Ihre Bewohnerschaft bietet daher viele Beispiele für die Ausbildung besonderer Unterarten und Arten infolge der Isolierung. Die Gebirgszüge, die sich in lockerer, vielfach unterbrochener Reihe von den Pyrenäen bis zum Kaukasus und nach Hochasien und andererseits nach Syrien und Abessinien erstrecken, besitzen besondere Formen des Steinbocks, die sich bei großer sonstiger Ähnlichkeit und uneingeschränkter gegenseitiger Fruchtbarkeit besonders durch die Ausbildung ihres Gehörns unterscheiden: *Capra pyrenaica* in den Pyrenäen, *C. ibex* in den Alpen, *C. severtzowi* und *C. raddei* im Kaukasus, *C. sibirica* mit einer Anzahl Abarten in Persien, Tibet und auf dem Himalaya, *C. nubiana* auf dem Sinai, *C. walie* in Abessinien. — Die Säugerfaunen des Kenia und des Kilimandscharo zeigen große Ähnlichkeit in ihrer allgemeinen Zusammensetzung; aber infolge langer Isolierung sind sie nicht identisch, sondern die Bewohner des einen Berges sind auf dem anderen durch verwandte Formen vertreten. Für 18 Säugerarten ist solche Stellvertretung nachgewiesen; hier mögen einige Beispiele genügen, wobei mit a die Kenia-, mit b die Kilimandscharo-

form bezeichnet ist: a) *Colobus abyssinicus kikuyensis* b) *C. a. caudatus;* a) *Galago kikuyensis* b) *G. panganiensis*; a) *Heliosciurus keniae* b) *H. undulatus;* a) *Procavia crawshayi* b) *P. valida.* — In den Gebirgen von Mittel- und Süddeutschland (Beskiden, Riesengebirge, Harz, Jura Vogesen, Alpen) kommt der Laufkäfer *Carabus silvestris* in sehr vielen geographischen Unterarten vor, die meist für die betreffende Gegend ganz charakteristisch sind. Auch auf den afrikanischen Gebirgen finden sich z. B. besondere Käfergattungen, die sonst nirgends in Afrika gefunden werden, in stellvertretenden Arten, z. B. die Puppenräuber der Gattung *Carabomorphus* auf dem Kilimandscharo und dem Guruiberg, ebenso *Orinodromus* auf dem Kilimandscharo und dem Hochplateau von Lisca in Schoa[105]). — Durch seine eigenartige Tierwelt zeichnet sich der Kina Balu in Nord-Borneo aus. Unter den Tieren, die dort gesammelt wurden, waren auffällig viele für die Wissenschaft neu, und diese sind wahrscheinlich zum größten Teil auf den Berg beschränkt; es sind von 21 Säugerarten 6 neu, von 161 Vogelarten aus 128 Gattungen waren 41 Arten und 6 Gattungen neu, von 52 Arten Reptilien und Amphibien waren 16 neu, darunter 4 neue Gattungen; unter 4 Süßwasserfischen fand sich 1 neue Gattung mit 1 Art; auch die Käfer umfassen eine ungewöhnliche Anzahl neuer und merkwürdiger Formen[106]).

Wie die Gebirge durch die Ebenen, so werden die Täler durch Bergzüge gesondert. Daher hat z. B. jedes der Flußtäler in Borneo seine besondere Orangform, und in getrennten Tälern der Alpen bilden die Käferarten der Gattung *Carabus* eigene Abarten, ebenso tun es viele Falter.

Die lichtscheuen Vogelarten, welche die bodennahen Teile des dämmerigen Festlandsurwalds am Amazonenstrom bewohnen, werden durch größere Unterbrechungen dieses Urwalds räumlich gesondert. Die sehr breiten Täler des Amazonas und seiner größeren Nebenflüsse und die bedeutende Ausdehnung des Überschwemmungsgebiets bilden für sie wirksame Schranken und teilen ihr Wohngebiet in eine Anzahl gut isolierter Abschnitte. So leben denn auf beiden Seiten dieser gewaltigen Täler unter ähnlichen Bedingungen nahe verwandte Vogelarten, die sich in ihrem Vorkommen ausschließen und einander vertreten; es vikariieren auf dem Nord- und Südufer des Amazonas 41 Artenpaare, beiderseits des Tocantins 6, beiderseits des Xingú 9, rechts und links vom Tapajoz 4 Artenpaare[107]).

Sehr wirksam ist die räumliche Sonderung der Tiere, die an das Leben in unterirdischen Spalten und Höhlen angepaßt sind, seien es nun Luft- oder Wassertiere. Da sie das Licht fliehen und trockene Luft meiden, können sie die Höhle nicht verlassen, um in eine andere zu gelangen; sie wohnen so abgesondert wie der Fisch im Teich oder die Eidechse auf der Insel. Vor Binnengewässern aber haben die Höhlen den Vorzug, daß sie nicht so vergänglich sind, und daß die Lebensbedingungen in ihnen durch lange Zeiten gleich bleiben. So ergibt sich eine weitgehende Zerspaltung der Arten in Unterarten bei

vielen Höhlenbewohnern. Die kleinen Schnecken der Gattung *Lartetia* (*Vitrella*), mit den Hydrobien verwandt, sind im südwestdeutschen Jura- und Muschelkalkgebiet an zahlreichen Fundorten vorhanden; sie bewohnen Spaltengewässer und kommen in offenen Quellen teils als leere Gehäuse, teils auch lebend zutage. Sie variieren stark, bei treuem Festhalten am Gattungscharakter (Abb. 8), und die Arten bilden geographische Gruppen, wobei jedem Quelltypus (Felsquelle, Schutt-, Sammel-, Pseudoquelle) ein eigentümlicher Lartetientypus entspricht[108]. Unter den Lungenschnecken ist die mit *Carychium* verwandte Gattung *Zospeum* in Höhlen weit verbreitet und durch die Isolierung in 30—40 Arten zerspalten. Musterbeispiele für die Wirkung der räumlichen Sonderung in Höhlen liefern die Höhlenkäfer der Kalksteingrotten des südlichen Mitteleuropa und Südeuropas. Die Laufkäfergattung *Anophthalmus*, eine Untergattung von *Trechus*, ist mit zahlreichen Arten in Grotten vertreten und bildet dort wieder Unterarten, die nur einer oder wenigen benachbarten Höhlen eigen sind. Ebenso sind die Höhlensilphiden (Unterfamilie *Leptoderinae*) durch räumliche

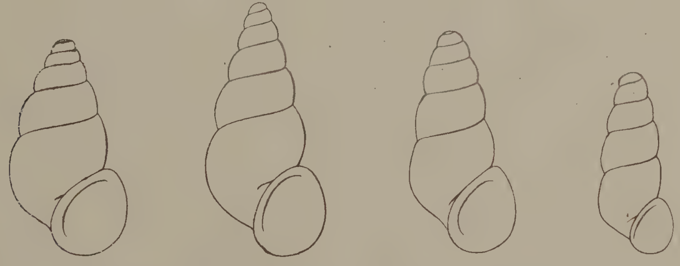


Abb. 8. Verschiedene *Lartetia*-Arten (*L. pellucida*, *photophila*, *putei*, *acicula*). Aus A. Brauer, Süßwasserfauna Deutschlands.

Sonderung so umgebildet, daß nicht nur fast jede Höhle ihre besondere Art oder wenigstens Unterart besitzt, sondern daß man auch diese Tiere auf eine Menge Gattungen verteilen konnte, die freilich eine in die andere übergehen und eine geschlossene Gattungsreihe bilden[109].

Wie sich aber im Meere auch ohne besondere Verbreitungsschranken bei manchen Tiergruppen lediglich infolge ihrer geringen Vagilität lokale Formen, Rassen und Unterarten, bilden, so auch in ausgedehnten gleichartigen Gebieten auf dem Lande. So sind die Löwen, Tigerpferde, Antilopen, Giraffen in Afrika in eine Menge örtlicher Formen gespalten, die zum Teil scharf gegeneinander abgegrenzt sind, zum Teil aber auch allerhand allmähliche Übergänge zeigen. In Nord-, Ost-, West- und Süd-Celebes kommen im großen und ganzen dieselben Schmetterlingsarten vor, aber jedes Gebiet bildet einen Lokalformenkreis für sich[110]. Eine geradezu endlose Reihe von geographischen Rassen kennen wir von dem Apollofalter (*Parnassius apollo*), der von 33° nördl. Br. (Syrien) bis zu 63° nördl. Br. (Finnland) und von 12° östl. L. (Asturien) bis zu 112° östl. L. (Transbaikalien) verbreitet ist. Die geographische Umbildung wird unterstützt durch die

außerordentlich große individuelle Neigung zum Abändern. Die Rassen sind bei vollständigem Material nicht trennbar. „Das kleinste isolierte Verbreitungsfleckchen kann einen Apollo beherbergen, dem gewisse, nur Kennern in die Augen fallende, öfters konstant auftretende Merkmale eigen sind, die ihn von den Nachbarn unterscheiden dürften"[111]). Ähnlich ist es mit der Bockkäfergattung *Dorcadion.* Mangel der Flügel und Schwerfälligkeit in der Bewegung hindert die Kreuzung durch das ganze Verbreitungsgebiet der Arten, so daß zahlreiche Rassen entstanden sind; von *D. fuliginator* z. B. führt Schaufuß[112]) 10 Varietäten aus Mitteleuropa an. Unter den südamerikanischen Schmetterlingen sind die Eryciniden dadurch ausgezeichnet, daß sie sehr ortsbeständig sind; der größte Teil von ihnen scheint seinen Geburtsort überhaupt nicht zu verlassen, sie haben eine auffällige Abneigung gegen den Flug. Daher sind die einzelnen Fundplätze, selbst wenn sie einander nahe liegen, ohne Verbindung miteinander, und während sich die Stücke einer Erycinidenart vom gleichen Fundort gleichen wie Münzen der nämlichen Prägung, bilden sich an verschiedenen Orten, wenn auch unbedeutende, so doch konstante Verschiedenheiten aus, und es gibt zahllose örtliche Unterrassen. Ähnlich verhalten sich andere amerikanische Faltergruppen, so *Heliconius, Melinaea, Mechanitis.* Dagegen weicht die Erycinidengattung *Calydna* mit ihren starken Flügeln durch bedeutende Flugfähigkeit von ihren Verwandten ab, und bei ihr zeigen denn auch die Stücke einer Art, selbst von weit auseinander liegenden Flugplätzen, keinerlei Unterschiede[113]).

Eine andere Wirkung der räumlichen Sonderung besteht darin, daß sie Tierformen vor dem Untergang bewahrt, der ihnen durch den übermächtigen Wettbwerb fortgeschrittener Typen droht. In abgesonderten Gebieten haben sich nicht selten Tierformen als einzelne Arten, Gattungen und selbst Familien erhalten, die früher ein größeres Verbreitungsgebiet besaßen, aber an anderen Stellen kräftigeren Wettbewerbern unterlegen sind. Indem die sperrenden Ausbreitungsschranken das Vordringen jener überlegenen Konkurrenten verhinderten, sind deren Opfer hier in ihrem Bestand ungestört erhalten geblieben.

So kommt in Irland, wohin der Feldhase (*Lepus europaeus*) nach Schluß der Eiszeit nicht vorgedrungen zu sein scheint, und wo er jetzt fehlt, der Schneehase (*L. timidus*), anderswo ein Bewohner des Gebirgs und der kalten Polargebiete, überall bis zum Meeresspiegel vor, obgleich das Klima milder ist als in Großbritannien[114]). Wo in Deutschland die Zauneidechse (*Lacerta agilis*) den Wohnplätzen der Bergeidechse (*L. vivipara*) benachbart lebt, stellt sie der Brut der schwächeren Verwandten nach und verhindert deren Ausbreitung in ihr eigenes Wohngebiet; die Bergeidechse kann sich nur dort halten, wo die Feindin infolge der ihr ungünstigen Bedingungen nicht eindringen kann, besonders wo deren Eier die zum Ausschlüpfen notwendige Wärmemenge nicht finden oder es an trockenen Stellen für die Eiablage fehlt, so in Gebirgshöhen von mehr als 1200—1500 m,

in den nördlichen Teilen unseres Erdteils, in Torfmooren und Sumpfgegenden selbst südlich der Alpen, z. B. in der Lombardei in der Ebene von Gavirate (bei Varese). Einem Strudelwurm unserer Bäche, der *Planaria alpina*, machen überall, wo die Temperatur des Wassers um mehr als etwa 6° schwankt, ein paar Verwandte, *Polycelis cornuta* und *Planaria gonocephala*, den Raum und die Nahrung streitig; sie kann sich daher im Mittelgebirge nur in den obersten Quellbächen halten, im Hochgebirge dagegen ist sie viel weiter verbreitet, weil sie dort gegen das Vordringen jener Feinde durch die gleichmäßig niedere Temperatur des Wassers geschützt ist[115]).

Ganz so sind auch schwindende Menschenrassen zusammengedrängt worden in ungastlichen und unzugänglichen Gebieten: im Kaukasus findet man eine Ansammlung zahlreicher Sprachen, die nicht nur untereinander, sondern auch von allen sonstigen Sprachen so sehr abweichen, daß man in ihnen die letzten Trümmer untergegangener Sprachstämme zu erblicken hat; von den 59 in Nordamerika vorhandenen Sprachfamilien werden 40 in dem öden und abgeschlossenen Raum zwischen Pazifik und Felsengebirge gefunden, und in Südamerika sind ebenfalls in dem Raum zwischen Pazifik und Anden eine erstaunliche Zahl offenbar unverwandter Sprachfamilien vereinigt, während die Sprachen des ganzen übrigen Kontinents auf ungefähr ein Dutzend Gruppen beschränkt sind[116]).

So ist es häufig auf Inseln. Das schönste Beispiel dafür bietet Australien, das mit Recht „das Land der lebenden Fossilien" genannt worden ist. Hier auf dem Festland und den benachbarten Inseln haben sich vor allem die einzigen eierlegenden Säuger, die Kloakentiere (Monotremen), mit ihren mannigfachen an Reptilien erinnernden Besonderheiten, in 2 Gattungen, *Echidna* und *Ornithorhynchus*, erhalten; sie bilden wahre Übergangsformen. Neben ihnen überlebt hier die Hauptmenge der noch vorhandenen Beuteltiere, die früher viel weiter verbreitet waren und Eurasien und Amerika bewohnten, jetzt aber sonst überall den plazentaren Säugern gewichen sind und nur noch in Südamerika in einigen Gattungen vorkommen. Tasmanien hat durch räumliche Sonderung ein paar Arten von Raubbeutlern vor dem Untergange bewahrt, den Beutelwolf (*Thylacinus*) und den „tasmanischen Teufel" (*Sarcophilus*); beide kommen fossil auf dem australischen Festlande vor und sind dort wahrscheinlich von dem Dingo verdrängt worden, dessen Reste in pliocänen und quartären Ablagerungen neben den ihren gefunden werden[117]). In Südaustralien und Tasmanien allein finden sich die altertümlichen Krebse der Familie Anaspididae, deren Ursprünglichkeit durch ihre Zwischenstellung zwischen 2 größeren, weitverbreiteten Krebsordnungen, Schizopoden und Arthrostraken, erwiesen ist, in 3 Gattungen mit je 1 Art: *Anaspides*, *Paranaspides* und *Koonunga*; sie schließen sich am nächsten an die paläozoischen Gattungen *Uronectes* und *Palaeocaris* an.

Ebenso ist Neu-Seeland die Heimat einiger altertümlicher Überreste, die sich hier dank räumlicher Sonderung erhalten konnten. Als



einziger überlebender Vertreter der einst weitverbreiteten Saurierfamilie der Rhynchocephalen lebt hier die Brückenechse (*Sphenodon* = *Hatteria*). Hier findet sich der altertümlichste aller Schmetterlinge, der Hepialide *Palaemicra calcophanes*, der sich so eng an die Köcherfliegengattung *Ryacophila* anschließt, daß er nahezu ein Bindeglied zwischen den beiden Insektenordnungen vorstellt [118]). In Neu-Seeland und Australien lebt auch der ursprüngliche Typus der Vogelspinnen, *Hexathele* [119]).

Auch unterirdische Grotten und Höhlen sind für manche Tiere zu Zufluchtsstätten geworden, wo sie sich, gegen Wettbewerb geschützt, als letzte Reste untergegangener Gruppen in die Jetztzeit hinüberretten konnten. Ein großer Teil der Landschnecken aus den Höhlen Süddalmatiens und der Herzegowina, die Gattungen *Meledella*, *Pholeoteras*, *Phygas*, *Spelaeoconcha*, steht der Molluskenfauna der Umgebung verwandtschaftlich vollständig fern und bildet den Rest einer Fauna, die heute auf der Oberfläche nicht mehr besteht [120]). Ähnliches gilt auch von Tieren der Höhlengewässer. Der Grottenolm der Höhlen in Kärnten, Krain, Kroatien und Dalmatien, *Proteus anguineus*, hat weit und breit keinen Verwandten an der Oberfläche. Unter den Krebsen derselben Höhlen finden sich noch Garnelen, *Troglocaris*, die sonst dem Süßwasser Europas fremd sind. Auch *Bathynella natans*, die nächste und außerhalb Australiens einzige Verwandte der obengenannten Krebsfamilie Anaspididae, ist nur in tiefen Brunnen (Prag, Basel) gefunden worden [121]).

Für viele Meerestiere bildet das Süßwasser eine unüberwindliche Schranke. Dadurch genießen Tiere, die sich ihm schon von alters her anpassen konnten, dort den Schutz vor den übermächtigen Mitbewerbern, denen ihre einstigen Verwandten im Meere erlegen sind. Die uralte einfachste Coelenteratenform *Hydra* und wenige ihr nahestehende Arten sind wohl nur dank ihrer Anpassung an das Süßwasserleben erhalten geblieben. Ebenso überleben von den Schmelzschuppern (Ganoiden), die im Mesozoicum Beherrscher der Meere waren, nur solche Arten bis auf die Jetztzeit, die entweder ständig oder doch in ihren Jugendzuständen (*Acipenser*) im Süßwasser zuhause sind. Wahrscheinlich gilt ein Gleiches für die altertümliche Familie der Lurchfische (*Dipnoi*), deren letzte 3 Gattungen auch nur im Süßwasser auf uns gekommen sind. Auch von den ursprünglicheren Knochenfischen, den Physostomen, sind in weit überwiegender Anzahl Süßwasserbewohner erhalten geblieben, die in diesem Wohngebiet geschützt sind gegen den Wettbewerb der Stachelflosser (Acanthopterygier), von denen ihnen nur wenige dorthin folgen konnten.

In allen diesen Fällen handelt es sich aber keineswegs um ein Verdrängen von Formen in einen anderen Wohnplatz. Vielmehr war offenbar der neue Wohnplatz schon von ihnen eingenommen und etwa notwendige Anpassungen schon vollzogen, als ihre Gruppengenossen im alten Verbreitungsgebiet in Bedrängnis gerieten; sie selbst aber blieben von dieser Bedrängnis verschont, weil die Bedränger

die erforderlichen Neuanpassungen nicht aufbringen und ihnen deshalb nicht folgen konnten.

Wo ein solcher Abschluß, eine schützende Schranke, durchbrochen wird, da ist es gewöhnlich um diese altertümlichen Formen von geringer Widerstandskraft geschehen — und durchbrochen wird sie heutzutage hauptsächlich durch Zutun des Menschen. Er bringt, absichtlich oder unfreiwillig, neue Tierformen in die isolierten Gebiete, die konkurrenzfähiger sind als die alten Bewohner. So schwinden viele Beutler Australiens vor den Rindern, Schafen und Kaninchen der Ansiedler; so weichen die endemischen Vögel Neu-Seelands vor Amsel, Star und Stieglitz; so räumen fast überall auf der Südhalbkugel die eingeborenen Regenwürmer den eingeschleppten Lumbriciden das Feld. Am schlimmsten aber ist es, wo der Mensch selbst als Wettbewerber auftritt. Wie viele Tiere sind von ihm in unbesonnenem Vernichtungskrieg ausgerottet worden! Stellers Seekuh (*Rhytina*) und der Riesenalk, die Dronte auf Mauritius und der Solitär auf Bourbon, der Bison der nordamerikanischen Prärien und die Wandertaube, das Quagga der südafrikanischen Steppen — und viele andere werden ihnen in kurzer Zeit folgen. Selbst die Zusammensetzung der Meerestierwelt ist nicht sicher vor seinem störenden Eingriff: Wale und Robben schwinden unter seinen Nachstellungen, Hummer und Schollen werden seltener und kleiner auf seinen Fanggründen. Und ebenso ist es, wo es Mensch gegen Mensch geht; die Azteken, die Inkas, die Tasmanier, viele Indianerstämme mußten dem Europäer weichen und sind zugrunde gegangen. — Das ursprüngliche Tierleben aber findet sich nur noch in den entlegensten Wildnissen, auf den Gipfeln der Gebirge, im Innern der Urwälder, in den Tiefen des Weltmeers, überall „wo der Mensch nicht hinkommt mit seiner Qual“.

Literatur.

1) *Wagner, Entstehung der Arten. — **2)** G. J. Romanes, Darwin und nach Darwin, Bd. 3 (Isolation und physiologische Auslese). Übersetzung. Leipzig 1897. — **3)** E. Iwanow und J. Philiptschenko, Zeitsch. ind. Abst.-L. 16, S. 5f. — **4)** D. St. Jordan, Science N. S. 22, S. 545 und 873. — **5)** H. Schalow in *Fauna arctica 4, S. 90. — **6)** C. H. Merriam, Science 23, S. 249. — **7)** D. St. Jordan, Bull. Bureau of Fisheries 25, S. 177. — **8)** A. E. Ortmann, Science 23, S. 504ff. — **9)** *F. Zacher, Geradflügler, S. 22. — **10)** L. Stejneger, Proc. U. S. Nation. Mus. 23, S. 473—484. — **11)** L. Döderlein, Z. f. Morph. Anthrop. 4, S. 437. — **12)** Pilsbry nach Hj. Broch, Vidensk. Medd. Dansk Naturh. Foren 73, S. 353. — **13)** L. Döderlein, Abh. Senckenberg. Ges. Frankfurt 27. — **14)** W. Kobelt, Ber. Senckenberg. Natf. Ges. Frankfurt 1880, S. 235ff. — **15)** F. Borcherding, Zoologica 19[5]. — **16)** L. Döderlein, Z. f. Morph. Anthrop. 4, S. 425. — **17)** E. Snethlage, Journ. f. Ornithol. 61. — **18)** *Hutton a. Drummond, New Zealand. — **19)** E. Lönnberg, K. Svenska Vet. Ak. Handlingar 48, Nr. 5, S. 30. — **20)** W. Leche, Zoologica 20, S. 149f. — **21)** *Hudson, La Plata, S. 247f. — **22)** G. S. Miller, Proc. U. S. Nation. Mus. 37, S. 1. — **23)** G. O. Sars, Annuaire Mus. Zool.

Ac. Imp. Sc. St. Pétersbourg 1897, S. 273—305. — 24) O. Maas nach *Steuer, Planktonkde., S. 484. — 25) F. Dahl, Zool. Cbl. 2, S. 457f. — 26) C. Zimmer in *Fauna arctica 3, S. 488. — 27) *Engelhardt, Selachier, S. 90. — 28) H. Farquhar, Journ. Linnean Soc. Zool. 26, S. 527—536. — 29) F. Pax in *Voeltzkow, Ostafrika 2, S. 399—418. — 30) R. Hartmeyer in *Fauna arctica 3, S. 393. — 31) *Engelhardt, Selachier, S. 79. — 32) *Melliss, St. Helena, S. 100; Cunningham, Proc. Z. Soc. 1910, S. 91. — 33) D. St. Jordan a. A. Seale, Bull. Bureau of Fisheries 25, S. 180. — 34) E. Lönnberg in *Erg. schwed. SüdpolarExp. 5, S. 2—4 u. 54. — 35) G. Duncker, Wiss. Meeresunters., N. F. 3 (Helgoland), S. 378. — 36) L. Döderlein, Z. f. Morph. Anthrop. 4, S. 424. — 37) L. Döderlein, ZJb. Syst. 40, S. 427. — 38) Zool. Cbl. 18, S. 695. — 39) R. v. Lendenfeld, Mem. Mus. Comp. Zool. Cambridge 1910, S. 113. — 40) L. Döderlein, Abh. Senckenb. Ges. Frankfurt 27, S. 6ff. — 41) O. Buchner, Jhefte. Ver. Vaterl. Natkde. Württemberg 56, S. 60—223. — 42) F. E. Rühe, Zoologica 25 (Heft 63). — 43) D. St. Jordan a. B. W. Evermann, Bull. Bureau of Fisheries 29, S. 1—42. — 44) O. Hartmann, A. f. Entw.-Mech. 42, S. 208—221. — 45) Globus 86, S. 35. — 46) A. Thienemann, Z. Anz. 38, S. 301 u. ZJb. Syst. 32, S. 173—220. — 47) N. v. Hofsten, Ark. f. Zoologi 4, Nr. 7, S. 10. — 48) W. Kobelt, Verh. Naturhist. Ver. Rheinland-Westf., 65, S. 151—162. — 49) H. A. Pilsbry, Rep. Patagonian Exp. Princeton University 3², S. 533. — 50) J. G. De Man, Rec. Ind. Museum 2, S. 255ff. Ref. in Zool. Cbl. 17, S. 44. — 51) *Jordan a. Evermann, Fishes 1, S. 149—153. — 52) A. Günther, Ann. Mag. Nat. Hist. 1874, S. 230—232. — 53) G. A. Boulenger, Nature 72, S. 419. — 54) E. v. Martens, S.B. Ges. Natf. Frde. 1883. — 55) Vgl. z. B. Th. Stingelin bei Fuhrmann u. Mayor, Voy. d'Explor. en Colombie 1914, S. 633. — 56) In *Deutsch-Ostafrika 4, S. 12. — 57) E. v. Daday, Zoologica 23, S. 105. — 58) R. v. Lendenfeld, ZJb. 2, S. 87ff. — 59) L. v. Graff in *Bronns Kl. u. O. 4, S. 2597. — 60) A. H. Cooke in *Cambridge Nat. Hist. Mollusca, S. 281—283. — 61) H. J. Kolbe, Coleoptera in *Deutsch-Ostafrika 4, S. 14, 16, 18. — 62) K. Möbius in *Deutsch-Ostafrika 4, Nachwort, S. V. — 63) *Belt, Nicaragua, S. 334f. — 64) *Forel, Léman 1, S. 377. — 65) A. Seligo in „Aus deutscher Fischerei", Neudamm 1911, S. 70—74. — 66) G. Pruvot, L'année biol. 3, S. 591. — 67) Naturw. Wschr. N.F. 11, S. 448. — 68) G. K. Gilbert, U. S. Geolog. Survey 2. — 69) P. Strauß von Waldau, Naturw. Wschr. N.F. 17, Nr. 3. — 70) *Peschel, Neue Probleme, S. 173. — 71) L. Germain, Arch. zool. exp. (5) 1, S. 77. — 72) A. v. Korotneff, Arch. zool. exp. (4) 2, S. 1—26. — 73) *Erg. Exp. Baikal-See. — 74) J. Nusbaum, Biol. Cbl. 21, S. 6—18. — 75) G. O. Sars, Arch. Math. Naturvedensk. 29, vgl. Zool. Cbl. 17, S. 93. — 76) *v. Middendorf, Sibir. Reise 4, S. 1194. — 77) W. A. Cunnington, Proc. Z. Soc. 1920, nach Nature 109, S. 28. — 78) G. O. Sars, Proc. Z. Soc. 1909, S. 70f. u. 1910, S. 732. — 79) W. A. Cunnington, Proc. Z. Soc. 1913, S. 262. — 80) W. T. Calman, Proc. Z. Soc. 1906¹, S. 187—206. — 81) W. A. Cunnington, Proc. Z. Soc. 1907¹, S. 258—276. — 82) G. A. Boulenger, Trans. Z. Soc. 17, S. 537ff. — 83) F. Sarasin, C. R. 6. Congr. Int. Zool. Berne 1904, S. 154 u. *P. u. F. Sarasin, Materialien 1, S. 93. — 84) A. H. Cooke in *Cambridge Nat. Hist. Mollusca, S. 12 u. 297. — 85) L. S. Berg, Ann. Mag. Nat. Hist. (8) 11, S. 472—480. — 86) G. O. Sars, Zool. Cbl. 4, S. 624f. — 87) J. E. S. Moore, Quart. Journ. micr. Sc. 41, S. 159—180. — 88) E. v. Martens in *Deutsch-Ostafrika 4, S. 215. — 89) J. de Guerne, C. R. Soc. biol.

(8) 5. — **90**) H. A. Pilsbry, Proc. Ac. Nat. Sc. Philadelphia 1900. S. 561—567. — **91**) J. T. Gulick, Nature 6, S. 222—224, Proc. Z. Soc. 1873, S. 89—91. — **92**) R. C. L. Perkins u. A. Forel in *Fauna Hawaiensis 1 (Hymenoptera aculeata). — **93**) W. H. Dall, Proc. Ac. Nat. Sc. Philadelphia 1896, S. 395—459. — **94**) R. Ridgway, Proc. U. S. Nation.Mus. 19, S. 456—670. — **95**) F. Siebenrock, ZJb. Suppl. 10, S. 531 ff. — **96**) G. Baur, Festschr. f. R. Leuckart, Leipzig 1882, S. 259—277. — **97**) E. v. Martens, S.B. Ges. Natf. Frde. 1887, S. 179—181. — **98**) H. J. Kolbe, S.B. Ges. Natf. Frde. 1887, S. 153. — **99**) C. H. Eigenmann, Proc. U. S. Nation.-Mus. 14, S. 46. — **100**) E. Smith, Journ. Conchol. 8, S. 231—251. — **101**) W. B. Spencer, Rep. 4. Meet. Australas. Ass. Adv. Sci. 1892, S. 82—124. — **102**) O. Finsch, Verh. Zool.-bot. Ges. Wien 21. R. Ridgway, Proc. U. S. Nation.Mus. 8, S. 25—30. — **103**) G. S. Miller, Proc. U. S. Nation.Mus. 37, S. 1—9. — **104**) W. T. Blanford, Proc. Z. Soc. 1893, S. 449. — **105**) H. J. Kolbe in *Deutsch-Ostafrika 4, S. 13. — **106**) *Whitehead, Kina Balu. — **107**) E. Snethlage, Journ. f. Ornith. 61, S. 469—539. — **108**) D. Geyer, ZJb. Syst. 26, S. 591—620. — **109**) Schaufuß in *Calwers Käferbuch, S. 263. — **110**) C. Ribbe, Entomol. Rundschau 30, Nr. 4. — **111**) F. Bryk, Arch. f. Natg. 80^{A}, Heft 8, S. 161 ff. — **112**) *Calwers Käferbuch, S. 866 f. — **113**) *A. Seitz, Großschmetterlinge 1^{1}, S. 618 ff. u. 693. — **114**) *Scharff, European animals, S. 84. — **115**) W. Voigt, ZJb. Syst. 8, S. 131—176. — **116**) J. W. Taylor, Trans. 2. Int. Congr. Entom. Oxford, S. 275. — **117**) W. B. Spencer, Rep. 4. Meet. Australasian Ass. Adv. Sc. 1892, S. 112. — **118**) R. Pfitzner bei *Seitz, Großschmetterlinge 1^{2}, S. 433. — **119**) R. J. Pocock, Proc. Z. Soc. 1903^{1}, S. 340—368. — **120**) A. Wagner, S.B. Ak. Wiss. Wien, m.n. Cl. 123, Abt. 1, S. 33—48. — **121**) P. A. Chappuis, Z. Anz. 44, S. 45.

VII. Die Ausbreitungsschranken in der Vergangenheit (Historische Tiergeographie).

Die Verteilung der Lebewelt über die Erdoberfläche findet durch die jetzige Anordnung der Verbindungsbrücken und Ausbreitungsschranken keine befriedigende Erklärung. Gar nicht selten stößt man auf Beispiele dafür, daß Landgebiete, die in ununterbrochenem Zusammenhang stehen, in ihrer Bewohnerschaft stärker voneinander abweichen als von anderen Gebieten, die jetzt durch trennende Schranken von ihnen geschieden sind. Nordamerika z. B. hat in seiner Tierwelt viel mehr Ähnlichkeit mit Eurasien als mit dem Schwestererdteil im Süden; die Fauna des südlichen Teils von Viktoria ist der von Tasmanien sehr ähnlich, weicht aber von der des nördlichen Abschnittes von Viktoria und der von Neu-Süd-Wales in vielen Punkten ab.

Das beruht darauf, daß die Beschaffenheit der Erdoberfläche im Laufe der Zeit mannigfachem Wechsel unterworfen ist. So ist die Verteilung von Land und Meer nicht immer die gleiche gewesen wie heutigen Tags. Die geschichteten Gesteinslagen, aus denen die Ober-

fläche der größeren Landgebiete meist besteht, erweisen sich zum größten Teil als Ablagerungen, die sich auf dem Grunde des Meeres gebildet haben müssen. Das sagt uns ihre Schichtung, das sagen uns vor allem die darin eingeschlossenen Tierreste. Dort also, wo jetzt fester Boden ist, war einst Wasser. Die wechselnde Reihenfolge der Schichten, das Fehlen ganzer, durch die Besonderheit der eingeschlossenen Versteinerungen gekennzeichneter Schichtenfolgen in bestimmten Bezirken geben uns auch Anhaltspunkte dafür, daß an vielen Stellen zu wiederholten Malen Meer und Land gewechselt haben. Das geht auch jetzt noch so fort. Die Beobachtungen über die Verschiebung der Strandlinien zeigen uns, daß manche Landteile immer weiter aus dem Meere auftauchen; untermeerische Torfmoorreste u. a. beweisen, daß andern Orts Land ins Meer versunken ist. Wie jetziges Festland einst Meeresboden war, so haben wir auch Hinweise darauf, daß heutiger Meeresboden einst festes Land bildete, daß Verbindungen zwischen jetzt durch Meer getrennten Landgebieten bestanden, daß Landbrücken vorhanden waren. So wird z. B. die Annahme eines Zusammenhangs der Britischen Inseln mit dem europäischen Festland noch in, geologisch gesprochen, junger Vergangenheit, bis zum Ende der Eiszeit, allgemein anerkannt. Als gewichtige Gründe sprechen dafür die Beobachtungen, daß sich Flußtäler von der britischen und norwegischen Küste auf weiten Strecken des Meeresbodens bis zu 60 m Tiefe unter dem Meeresspiegel verfolgen lassen, daß sich bei Bremen diluviale Ablagerungen bis zu mehr als 200 m Tiefe nachweisen lassen, und daß auf der großen Doggerbank in der Nordsee die Fischer häufig die Reste großer diluvialer Landtiere (Mammut, Rhinoceros) finden[1]). Ja man kann annehmen, daß es, abgesehen von kleinen Korallen- und Vulkaninseln, kaum einen Teil der Erdoberfläche gibt, der von jeher durch Meer isoliert gewesen wäre.

Dieser Wechsel der Ausbreitungsschranken gilt aber nicht blos für die wichtigste und wirksamste Schranke, das Meer; auch die Gebirge, die sich jetzt so vielfach der Ausbreitung der Tiere hemmend entgegenstellen und dadurch Grenzen des Vorkommens bilden, sind nicht immer so angeordnet gewesen wie jetzt. Zum Teil sind sie nachweislich jünger als viele Tiergruppen, ja selbst als jetzt noch lebende Tierarten, und zu Zeiten entstanden, wo die Erdoberfläche schon lange und reich mit Lebewesen bevölkert war. Gerade die jetzt höchsten und als Ausbreitungsschranken wichtigsten Gebirge, die südamerikanischen Anden und ihre Fortsetzung in Nordamerika, der Himalaya und die gewaltigen Bergketten Innerasiens mit der ganzen Reihe der westlich daran anschließenden Gebirgszüge bis zu den Alpen und Pyrenäen sind sicher erst in der Tertiärzeit entstanden. Andererseits sind viele jetzt niedrige Bergländer offenbar nur die letzten Reste einst mächtiger Erhebungen, die durch die langandauernde Zerstörungstätigkeit der atmosphärischen Kräfte abgetragen worden sind und jetzt als Ausbreitungshindernisse nicht mehr im gleichen Maße in Betracht kommen wie einst.

Auch Steppen und Wüsten sind veränderlich; sie bilden sich neu oder werden für kräftigere Entfaltung des Pflanzen- und Tierlebens zurückgewonnen. Wir können Spuren einer jüngstvergangenen Steppenzeit in Mitteleuropa nachweisen[2]), die später durch die Ausbreitung der Wälder beendigt wurde. In den Wüsten Innerasiens finden sich Ruinenstädte, die darauf hindeuten, daß hier vor verhältnismäßig kurzer Zeit Menschen leben konnten, an Stellen, wo jetzt für Menschen ein dauernder Aufenthalt ausgeschlossen erscheint. Die wüsten und dürren Gebiete des „Great Basin" in Süd-Kalifornien sind alter Meeresboden. Über die Unbeständigkeit der Süßwasserbecken und Flüsse wurde schon (S. 82 f.) gesprochen.

Hand in Hand mit solchem Wechsel in der Beschaffenheit der Erdoberfläche gingen auch Veränderungen in den klimatischen Bedingungen und damit in den Ausbreitungsschranken, die sich aus ihnen ergeben. Wenn z. B. durch eine Landschwelle, die sich zwischen den Britischen Inseln und den Faröern erheben würde, der Golfstrom von der skandinavischen Küste fern gehalten würde, so müßte die Tierwelt des Meeres und des Landes in diesen Gegenden tiefgehende Umwandlungen erfahren. Neu aufsteigende Gebirge werden die Versorgung der benachbarten Gebiete mit Niederschlägen wesentlich beeinflussen; ihre Gipfel und Hänge selbst aber mit niederen Temperaturen, intensiver Sonnenbestrahlung, heftigeren Winden bieten der Lebewelt ganz andere Bedingungen, als sie zuvor dort herrschten.

Aber auch unabhängig von irdischen Verschiebungen, wahrscheinlich durch kosmische Einflüsse bedingt, haben Klimawechsel auf der Erde stattgefunden[3]). In nordpolaren Gegenden, wo jetzt die lange Dauer des Winters und die Trockenheit der Luft Baumwuchs unmöglich macht, finden sich versteinerte Reste einer dichten Bewaldung mit Bäumen, wie sie jetzt noch in den wärmeren gemäßigten Breiten, etwa den Mittelmeerländern vorkommen und deuten auf höhere Wärme und größere Luftfeuchtigkeit in der älteren Tertiärzeit[4]); für antarktische Gebiete wird ähnliches bewiesen durch die Entdeckung verkieselter Baumstämme in Kerguelenland (Hooker). Andererseits können wir aus einer Unmenge von Anzeichen mit größter Sicherheit auf das Vorhandensein einer Eiszeit schließen, die am Ende der Pliozänzeit wenigstens auf einem großen Teil der Nordhalbkugel Platz griff: weite Strecken von Nord- und Mitteleuropa und vom nördlichen Nordamerika lagen unter Gletschereis begraben; in Europa zogen sich die Gletscher von den skandinavischen Gebirgen und den Alpen weit in die Ebenen hinab, sogar die Mittelgebirge trugen teilweise Gletscher, und das ganze zwischenliegende Gebiet besaß völlig andere klimatische Verhältnisse, als die jetzt da herrschen. Spuren ähnlicher Eiszeiten aus weiter zurückliegenden Erdepochen lassen sich noch in vielen Gegenden, ja selbst in den Tropen nachweisen. Auf andere Temperaturverteilung in früherer Zeit weisen auch die Reste von Korallenriffen hin, die sich in Skandinavien, England, an vielen Stellen Mitteleuropas und in Nordamerika bis Canada, kurz in Gegenden finden, deren Klima jetzt viel zu kalt

sein würde für die so wärmeliebenden Riffkorallen, die zu ihrem Gedeihen eine Mindestwärme des Wassers von 20° verlangen und daher in der Jetztzeit fast ganz auf die tropischen Meere beschränkt sind. In Meeresablagerungen Islands und der Arktis aus nicht weit zurückliegenden Zeiten kommen Reste einer Lebewelt vor, die jetzt nur noch weiter südlich gefunden wird.

Bei der großen Bedeutung, die den Ausbreitungsschranken nicht nur für die Verbreitung, sondern auch für die Umbildung der Tierarten zukommt, läßt sich mit Sicherheit annehmen, daß solche Veränderungen einen gewaltigen Einfluß auf die Verteilung der Lebewelt über die Erdoberfläche haben mußten. Erst die Einsicht, welche Verbindungen zwischen jetzt getrennten Gegenden einstmals bestanden haben, oder wo früher Ausbreitungsschranken lagen, die eine abweichende Entwicklung der Tierbevölkerung in zwei Gebieten bewirkten, kann uns zu einer befriedigenden Erklärung für die gegenwärtige Zusammensetzung der Faunen führen. „Die Tiergeographie, die mehr sein will, als eine empirische Statistik, hat nicht mit dem Raum allein, sie hat auch mit der Zeit zu rechnen“[5]). Sie erhält eine historische Fragestellung.

Auf dem Boden der Abstammungslehre stehend, müssen wir erwarten, daß die Angehörigen eines Verwandtschaftskreises, sei es Art, Gattung oder Familie, ein Verbreitungsgebiet bewohnen, das zusammenhängend ist, oder dessen Lücken wenigstens in früheren Zeiten überbrückt waren. Diese Ausfüllungen der etwaigen Lücken brauchen nicht gleichzeitig bestanden zu haben, derart daß zu einer bestimmten Zeit das Verbreitungsgebiet ganz ununterbrochen war. Vielmehr läßt sich die Forderung so ausdrücken: das Verbreitungsgebiet eines Verwandtschaftskreises muß in der Zeit zusammenhängend sein. Denn die Formen gemeinsamer Abstammung nehmen ihren Ausgang von Entstehungsmittelpunkten, wo ihre gemeinsamen Vorfahren gelebt haben.

Allerdings bedarf es noch einer gewissen Einschränkung. Wallace stellt als grundlegende Forderung den Satz auf: „Zwei identische Arten haben sich niemals unabhängig an weit entfernten Stellen entwickelt.“ Was er hier für Arten aussagt, das könnte man wohl in seinem Sinne auch auf Gattungen und Familien usw. ausdehnen. Es ist ohne weiteres zuzugeben, daß eine solche konvergente Entwicklung sicherlich nicht so zustande kommen kann, daß verschiedene Vorfahrenformen sich nach gleicher Richtung umbilden. Denn die Menge der einzelnen Eigenschaften, die alle nach dem gleichen Endziel hätten abändern müssen, ist zu groß, als daß auch nur irgendwelche Wahrscheinlichkeit für die Gleichheit des Endergebnisses übrig bliebe. Aber aus der gleichen Stammform könnten sich wohl „an weit entfernten Stellen“ unter dem Einfluß gleicher Bedingungen identische Abarten als Modifikationen herausbilden. Die weitverbreitete Appendicularie *Frittilaria borealis* hat in den polaren Meeren der Nord- und der Südhalbkugel die gleiche, als *forma typica* bezeichnete Unterart; diese hat sich offenbar in den beiden weit getrennten Gebieten unabhängig aus der jetzt dazwischen

wohnenden Stammform entwickelt[6]). Ähnliches kann auch bei Gattungen der Fall sein. Die das Brackwasser bewohnende Schneckengattung *Potamides* (Indik, afrikanische Küste, Kalifornien) wird von dem meerbewohnenden *Cerithium* abgeleitet. Aber es ist wohl wahrscheinlicher, daß sich verschiedene *Cerithium*-Arten unter dem Einfluß des Brackwassers an den einzelnen Stellen zu verschiedenen *Potamides*-Arten umgebildet haben, als daß alle *Potamides*-Arten auf eine erste *Potamides*-Art als Stammform zurückzuführen sind. Man spräche hier besser nicht von einer Gattung *Potamides*, sondern von *Potamides*-Formen der betr. *Cerithium*-Arten. Es gibt also wohl Fälle, wo Formen, die in den gleichen Verwandtschaftskreis gestellt werden, sich unabhängig voneinander an getrennten Örtlichkeiten entwickelt haben mögen. Aber häufig dürfte das kaum vorkommen.

Für manche Tiergruppen lassen sich die Entstehungsmittelpunkte noch mit aller Deutlichkeit nachweisen. Die Schneckenfamilie der Achatinelliden z. B. kommt nur auf den Hawaiischen Inseln vor; sie hat dort eine Anzahl Gattungen, von denen wieder einzelne auf bestimmte Inseln beschränkt sind; Angehörige dieser Familie finden sich sonst nirgends, weder lebend noch fossil. Sie muß sich hier ausgebildet haben aus Vorfahren, die der polynesischen Gattung *Partula* verwandt waren; mit dieser stimmen die Achatinelliden in dem geraden Ureter und den ebenen Atemflächen der Lungen überein, weichen aber in anderen Eigenschaften deutlich von ihnen ab[7]). Ein anderes Beispiel, wo die Wohnplätze einer Verwandtschaftsgruppe noch offenbaren Zusammenhang zeigen, bietet die Familie der Pinguine. Das Meer bietet für sie keine unüberwindliche Schranke. Ihre Verbreitung beschränkt sich auf antarktische und subantarktische Gestade, und nur wenige Arten reichen nördlich bis zu den Südspitzen der drei Südkontinente und zur Südinsel von Neu-Seeland, eine sogar, befördert durch eine kalte Meeresströmung, bis zu den unter dem Äquator gelegenen Galápagos-Inseln. Ebenso finden sich versteinerte Reste von ihnen nur in den zuerst genannten Gebieten, im Eocän Neu-Seelands und der Seymour-Insel und im Miocän von Patagonien.

Aber nicht immer bilden die Wohnplätze einer Verwandtschaftsgruppe in dieser Weise ein zusammenhängendes Gebiet. Sehr häufig kommt es vor, daß die Verbreitungsgebiete von Familien und Gattungen, ja sogar von Arten, zerstückelt sind und durch weite Lücken getrennt werden, in denen die betreffenden Formen fehlen. Ja man kann sagen, daß für die umfassenderen Gruppen, schon für die Gattungen, besonders aber für Familien und Ordnungen, ein solches zerstreutes Vorkommen (Diskontinuität) das gewöhnlichere ist. Je weiter die Zeit der gemeinsamen Entstehung aus einer Stammform zurückliegt, um so mehr Gelegenheit bot sich naturgemäß für die Zerspaltung des Verbreitungsgebietes, und um so größer ist die Wahrscheinlichkeit unzusammenhängender Verbreitung. Aber es gibt Fälle genug, wo man den früheren Zusammenhang der jetzt getrennten Vorkommen nachweisen und oft auch eine befriedigende Erklärung für die Trennung der Verbrei-

tungsgebiete geben kann. Die in den nordspanischen Gebirgen lebende Bisamspitzmaus, *Myogale pyrenaica,* ist von dem übrigen Verbreitungsgebiet der Gattung in den südrussischen Steppen durch eine weite Strecke getrennt; doch findet man im Zwischengebiet fossile Reste der Gattung in diluvialen Ablagerungen in Frankreich, Belgien, England und Deutschland; jetzt aber ist *Myogale* hier ausgestorben, wahrscheinlich infolge der Veränderungen des Klimas und der Vegetationsverhältnisse. — Der Schneehase *(Lepus timidus)* kommt außer im Norden Asiens und Europas auch in Irland und in den Alpen vor; ebenso hat das nordische Schneehuhn *(Lagopus mutus)* in den Alpen, den Pyrenäen, dem Kaukasus abgetrennte Verbreitungsgebiete; *Helix harpa,* eine ganz boreale Schnecke, die in Kanada, Schweden, Lappland und dem Amurland gefunden wird, lebt auch auf der Riffelalp (Salzburger Alpen, gegen 2000 m ü. M.), *Vertigo arctica* (Lappland, Nordsibirien, Island, Grönland) im Tiroler Hochgebirge. Alle diese, von dem sonst zusammenhängenden subarktischen Verbreitungsgebiet der Art abgesprengten Einzelvorkommen finden eine zureichende Erklärung darin, daß durch die Eiszeit die Brücke zwischen dem nordischen und dem alpinen Vorkommen geschlagen war. Damals kamen, wie durch Knochenfunde erwiesen ist, Schneehase und Schneehuhn, wahrscheinlich auch die genannten Schnecken, auch im mittleren Europa vor und zogen sich mit dem Zurückweichen der Gletscher teils nach Norden, teils in die Alpen zurück. Das Fehlen des Zusammenhangs im Verbreitungsgebiet der Gattungen bzw. Arten erklärt sich also hier durch deren Aussterben im Zwischengebiet, infolge veränderter Lebensbedingungen.

Wie sich in diesen Fällen das unterbrochene Vorkommen von Tierarten aus den durch die geologische Forschung sichergestellten Klimaänderungen erklärt, so kann umgekehrt aus Veränderungen im Tierbestand einer Gegend ein Schluß auf klimatische Wandlungen gezogen werden. Aus dem reichlichen und weitverbreiteten Vorkommen diluvialer Reste von Steppentieren (Saiga-Antilope, Pferd, Ziesel, Pferdespringer *[Alactaga]*) in Mitteleuropa hat man auf eine der Eiszeit folgende Steppenzeit schließen können[8]), obgleich bei weitem nicht so zahlreiche Tatsachen zur Unterstützung dieses Schlusses vorliegen wie für die Eiszeit. Auch die Annahme einer solchen Steppenzeit bietet uns eine Erklärung für manche Fälle zerstückter Verbreitung, z. B. von *Myogale* (vgl. oben); oder bei Oberweiden in Mähren findet M. Burr auf einem dürren öden Platz von beschränkter Ausdehnung, der nur mit wenig rauhem Gras und spärlichen verbutteten Gebüschen besetzt ist, mehr als 80 Arten Orthopteren, die von den Arten der Umgegend völlig verschieden sind und die größte Ähnlichkeit mit der Fauna des Wolgatals zeigen; er erklärt den Bezirk mit großer Wahrscheinlichkeit für eine faunistische Insel, die sich aus der Steppenzeit erhalten hat[9]).

Solche Überreste, die aus einer Zeit stammen, wo die Lebensbedingungen und damit auch die Zusammensetzung der Lebewelt eines Ortes andersartig waren als heute, bezeichnet man als Relikte und spricht so von Eiszeitrelikten, Steppenrelikten u. a. Die Umwandlungen

der Lebensbedingungen können auch andere sein als Klimaänderungen, von denen wir bisher hauptsächlich sprachen; sie können alle möglichen Umweltfaktoren betreffen, leblose und lebende. So gibt es Überbleibsel aus Zeiten, wo der Wettbewerb innerhalb einer Lebensgemeinschaft andersartig war; dadurch daß neue Wettbewerber auftraten, mit besseren Anpassungen, die ihnen im Kampfe ums Dasein einen Vorsprung vor der alten Bevölkerung sicherten, wurde diese ausgerottet und versprengt; nur vereinzelte Arten, die durch die Gunst besonderer Bedingungen diesem Wettbewerb entzogen wurden (durch Isolation z. B., vgl. S. 94) oder ihn auszuhalten vermochten, überlebten in der völlig neuen Umgebung als fremdartige Relikte, gleichsam als Anachronismen. Das trifft mehrfach zu für Reliktformen im Meere, wo ja die physikalischen Lebensbedingungen (die leblose Umwelt) im Laufe der Zeit viel geringere Veränderungen erfahren haben als in der Luft. Die Gattung *Nautilus* z. B., im Mesozoicum noch ein Glied einer formenreichen Familie, ist in den jetzigen Meeren der einzige überlebende Vertreter der vierkiemigen Cephalopoden und kommt nur in wenigen Arten im Indik vor. Ebenso bilden die wenigen Gattungen gestielter Haarsterne, die in größeren Meerestiefen, im Stillwasser und zum Teil in der Tiefsee noch gefunden werden, die letzten Reste der in Jura- und Kreidezeit blühenden Ordnung der Pentacrinaceen, die im übrigen im Wettbewerb erlegen sind. Die Schmelzschupper (Ganoiden) der Jetztzeit sind nur noch wenige Gattungen, denen ihre Anpassung an das Süßwasser eine Zuflucht eröffnet hat vor dem Wettbewerb der Knochenfische, während sonst ihre in früherer Zeit im Meere herrschenden Verwandten im Kampfe ums Dasein mit diesen begünstigteren Formen untergegangen sind. So erklärt sich auch ihre verstreute Verbreitung über Gewässer Eurasiens und Nordamerikas. — Im einzelnen kann die Reliktennatur einer Gruppe, sei es ein Teil einer Art, Gattung oder Familie usw., mannigfach verschieden sein [10]). Immer aber bilden Relikte ein Zeugnis dafür, daß sich die Lebensbedingungen in einem Gebiet, seien es die physikalisch-chemischen oder die biologischen (die leblose oder die lebende Umwelt), geändert haben.

Wenn nun die Zerstückelung im Verbreitungsgebiete eines Verwandtschaftskreises von Lebewesen in bestimmten Fällen, wie bei Eiszeit- und Steppenrelikten, ihre Erklärung darin findet, daß die früher zusammenhängenden Gebiete gleichartiger Lebensbedingungen zerrissen wurden durch Umänderung der Bedingungen in einem Teil derselben, so läßt sich andererseits aus der Tatsache zerstückter Verbreitungsgebiete ein Rückschluß machen auf einen früheren Zusammenhang im Vorkommen der betreffenden Verwandtschaftskreise. Es wird dadurch wahrscheinlich, daß Ausbreitungsschranken irgendwelcher Art aufgetreten sind, die vorher nicht bestanden: Gebirge oder Wüsten, Meeresarme oder, bei früher zusammenhängenden Meeresteilen, trennende Landbrücken, Klimaänderungen oder überlegene Wettbewerber.

Die Säugetierbevölkerung von Eurasien und Nordamerika zeigt trotz der trennenden Meeresteile, die für größere Säuger ein unüber-

windliches Hindernis bilden, eine große Ähnlichkeit. Die Zahl der gleichen Gattungen ist sehr bedeutend; ja vielfach stehen sich die Arten einer Gattung in den beiden Erdteilen so nahe, daß man früher glaubte, sie als Unterarten einer Art auffassen zu dürfen, wie beim Biber, Elch, Ren, Bären, oder sie sind doch eng verwandt wie Wisent und Bison, die Luchse, die Hirsche u. a. Ja diese Ähnlichkeit gilt nicht nur für die jetzt lebenden Arten; auch die tertiären Säuger, z. B. die Angehörigen der Equiden, der Cameliden u. a. haben zum Teil in beiden Gebieten eine nahe Verwandtschaft. Daher hat die Annahme eine sehr hohe Wahrscheinlichkeit für sich, daß in jüngst vergangenen Zeiten eine Landverbindung zwischen den beiden Festländern bestand, und daß auch im mittleren Tertiär eine solche zeitweilig vorhanden war [11]. Diese Landverbindung dürfte wohl den nördlichen Teil des Beringsmeeres überbrückt und sich auch noch in einen Teil des Eismeeres hinein erstreckt haben; die geringe Tiefe des Meeres in jener Gegend erlaubt am ehesten die Annahme einer erst seit verhältnismäßig kurzer Zeit eingetretenen Senkung. In ähnlicher Weise schließt man aus der großen Übereinstimmung zwischen der Tierwelt der Britischen Inseln und der von Mitteleuropa auf einen früheren Zusammenhang dieser Inseln mit dem europäischen Festland an der Stelle, wo jetzt die Gewässer der Nordsee und des Kanals das Verbreitungsgebiet der Arten zerstücken; andere Tatsachen (vgl. S. 100) bieten diesem Schluß eine kräftige Stütze.

Ein weiteres Beispiel für ähnliche Folgerungen ist dies: Die Meere zu beiden Seiten von Mittelamerika enthalten eine nicht unbedeutende Zahl nahe verwandter, zum Teil sogar identischer Arten, während weiter nördlich und weiter südlich die Tierwelten der Meere im Osten und im Westen von Amerika wenig Ähnlichkeit zeigen; und doch ist selbst die schmalste Stelle Mittelamerikas, der Isthmus von Panama, ein unübersteigliches Hindernis für die Ausbreitung von Meeresbewohnern. So kommen im westindischen Meere eine Anzahl pazifischer Aktiniengattungen vor, die dem übrigen Atlantik fehlen [12]; die Korallengattung *Fungia*, die sonst auf die tropischen Teile von Indik und Pazifik beschränkt ist, hat ihren einzigen atlantischen Vertreter, *F. elegans*, im karaibischen Meere [13]. Die Seeigel zeigen zahlreiche Fälle von Identität oder naher Verwandtschaft in den Meeren beiderseits des tropischen Amerika (A. Agassiz). Von Mollusken fehlen zwar identische Arten; doch sind gewisse Artenpaare von pazifischer und westindischer Seite nahe verwandt [14]. Von zehnfüßigen Krebsen kommt *Hippa eremita* sowohl auf der Ost- wie auf der Westseite Mittelamerikas vor; außerdem haben eine ganze Anzahl Gattungen eng verwandte Artenpaare in beiden Meeren. Von Fischen ist die pazifische Selachiergattung *Urolophus*, die als wärmeliebend und benthonisch in ihrer Ausbreitung beschränkt ist, im westindischen Meere vertreten [15], und von 374 Arten küstenbewohnender Knochenfische des Golfs von Panama, kommen nicht weniger als 54 (14,4 %) auch auf der karaibischen Seite des Isthmus vor [16]. Wenn das alles

für eine frühere Verbindung der beiden Meere spricht, so wird eine solche Annahme noch wesentlich unterstützt durch die große Verschiedenheit zwischen der alttertiären Säugerbevölkerung von Südamerika und der von Nordamerika, die sich durch eine einstmalige Trennung der beiden Festländer durch einen Meeresarm erklären würde, während im späteren Tertiär ein reger Austausch von Säugertypen zwischen den beiden Schwesterkontinenten stattfindet. Man nimmt daher eine Verbindung zwischen Pazifik und Atlantik für die Zeit des oberen Eocän und unteren Oligocän an, obgleich der geologische Bau des Isthmus von Panama und der mittelamerikanischen Länder, soweit er bisher erforscht ist, keinerlei Anhaltspunkte dafür gibt und paläontologische Stützen für die Annahme nur sehr spärlich sind (Vorkommen weniger kalifornischer Typen auf der atlantischen Seite der tropisch-amerikanischen Schranke)[17]).

Diese Beispiele zeigen zugleich, wie sich durch den Vergleich geologisch älterer Faunen zweier Gebiete das Bestehen ihrer Verbindung und das Auftreten der trennenden Schranke zeitlich festlegen läßt, indem ähnliche Tierbevölkerung der Gebiete in einem bestimmten Zeitabschnitt für den Zusammenhang zwischen ihnen spricht, während sich Unterschiede der Faunen zu Zeiten einer Trennung, also nach dem Auftreten einer Schranke, einstellen mußten.

Auf diese Weise läßt sich, unter Zuhilfenahme von Geologie und Paläontologie, die Vorgeschichte der jetzigen Tierverbreitung zuweilen mit einem ziemlichen Maß von Wahrscheinlichkeit ermitteln. Es ergibt sich dabei, daß die Tiere eines Gebietes nicht eine homogene Menge von gleicher Herkunft bilden, daß sie nicht alle dieselben Schicksale gehabt haben. Vielmehr haben sie sich allermeist aus verschiedenen Gegenden und zu verschiedenen Zeiten und oft auch auf verschiedenen Wegen an den jetzigen Wohnsitzen zusammengefunden; vielleicht läßt sich in manchen Fällen sogar eine Vermutung über die Ursache der Verschiebungen aussprechen (z. B. „Verdrängung“ durch die Eiszeit). Solche Veränderungen in der Fauna können natürlich nur unter heftigem Konkurrenzkampf vor sich gegangen sein und haben mit Notwendigkeit zur Vernichtung mancher Arten geführt, ehe der „Gleichgewichtszustand“ eintrat, wie er uns, bei der kurzen Spanne unserer Beobachtungszeit, in der Tierwelt eines Landes zu herrschen scheint, der aber in Wahrheit nichts ist als eine Momentaufnahme.

So haben die Vettern Sarasin[18]) die Tierbevölkerung der Insel Celebes, insbesondere die Mollusken, die Reptilien und Amphibien und die Vögel, nach ihren Verwandtschaftsbeziehungen zu den Bewohnern der umliegenden Gebiete eingehend analysiert und konnten auf Grund ihrer Befunde sehr wahrscheinlich machen, daß sie auf vier verschiedenen Wegen zur Insel gelangt sei, nachdem diese zur Eocänzeit aus dem Meere aufgetaucht war. Die untersuchten Tiergruppen, die im System weit voneinander entfernt stehen und sich auch ökologisch recht verschieden verhalten, liefern ein überraschend einheitliches Gesamtbild;

dadurch wird die Sicherheit der Ableitung wesentlich erhöht. Die untersuchten Tierformen verteilen sich in folgender Weise:

	Weitverbreitete Arten und endemische unsichere	Anteil der Javabrücke	Anteil der Philippinenbrücke	Anteil der Molukkenbrücke	Anteil der Floresbrücke
	in %	in %	in %	in %	in %
Mollusken	30,3	21,4	23,3	15,1	9,9
Reptilien und Amphibien	17,6	37,95	26,4	11,1	6,95
Vögel	28,8	25,6	16,0	19,6	10,0
Durchschnitt	25,6	28,3	21,9	15,3	8,9

In gleicher Weise leuchtet es ein, daß ein Teil der Tierwelt von Südamerika, insonderheit viele der Säuger, für diesen Erdteil jüngerer Herkunft sind als die übrigen. Die frühtertiäre Trennung dieses Kontinents von Nordamerika ermöglichte eine ungestörte selbständige Entwicklung der südamerikanischen Tierwelt gerade zu einer Zeit, wo in der Gruppe der Säuger im Norden sehr lebhafte Umbildungen vor sich gingen. Man findet in den alttertiären Ablagerungen in Südamerika Reste von Beuteltieren und von Edentaten, von hystricomorphen Nagern und platyrrhinen Affen, dagegen keine von den jetzt ebenfalls dort heimischen Raubtieren, den Tapiren, den Schweinen *(Dicotyles)*, Hirschen und Lamas. Daraus folgt, daß diese erst in späterer Zeit dort eingewandert sind, nachdem die Landverbindung mit Nordamerika wieder hergestellt war. Natürlich handelt es sich dabei nicht um eine einseitige Einwanderung nordamerikanischer Säuger nach Süden, sondern um einen Austausch: die Gürteltiere und Opossums des südlichen Nordamerika sind ebenfalls erst seit verhältnismäßig neuerer Zeit dort vorhanden.

Somit ergibt sich die Möglichkeit, aus der geographischen Verbreitung der Tiere, aus der Zusammensetzung der örtlichen Faunen, insbesondere aus dem zerstückelten Vorkommen zusammengehöriger Verwandtschaftsgruppen einen Rückschluß zu machen auf Zustände der Erdoberfläche in vergangenen Zeiten, auf Verteilung von Land und Wasser, auf Anordnung der Klimagürtel. Gleichzeitig ist es, bei Vorhandensein reichlicher versteinerter Reste, nicht selten möglich, solche Veränderungen mit mehr oder weniger großer Sicherheit zeitlich festzulegen. Dadurch wird die Tierverbreitung zu einer wichtigen Erkenntnisquelle für die Erdgeschichte; ja manche glauben, in dieser Verwendung der tiergeographischen Forschungsergebnisse die Krönung des Gebäudes der Tiergeographie zu sehen. Es ist ja freilich „eine wundervolle und überraschende Tatsache, daß eine genaue Kenntnis der Verbreitung von Vögeln und Insekten uns instand setzen sollte, Länder und Kontinente aufzuzeichnen, die lange vor den frühesten Überlieferungen der Menschheit unter dem Ozean verschwanden“[19]. Ja der Wert der Tiergeographie wird für die Rekonstruktion nicht mehr vorhandener Landverbindungen um so höher erscheinen, als die Geologie hier versagt, weil der Boden des Meeres für uns stumm ist; F. Sarasin[20]) nennt sie geradezu „eine Art submariner Geologie“. So

sind in der Tat die meisten Vermutungen über frühere Landverbindungen auf die gegenwärtige Verbreitung der Tierwelt begründet.

Es ist jedoch notwendig, die Wahrscheinlichkeit und Sicherheit der auf solcher Grundlage gewonnenen Ergebnisse mit aller Vorsicht zu prüfen. Wenn sich die Entwürfe paläogeographischer Karten neben geologischen und paläontologischen auch auf tiergeographische Tatsachen stützen, so haben doch diese drei Unterlagen einen sehr verschiedenen Wert. Die sichersten Beweise liefert die Geologie, wenn sie aus der Verteilung mariner Ablagerungen über jetziges Land Lage und Umfang einstiger Meere abliest; weniger sicher schon ist ihre Betrachtungsweise, wenn sie indirekt aus stratigraphischen Verhältnissen, wie aus der Übereinstimmung der Schichtung in jetzt durch Meer getrennten Gebieten einen früheren Zusammenhang zwischen diesen erschließt. Die Paläontologie kann aus der Identität oder Ähnlichkeit fossiler Faunen mit großer Wahrscheinlichkeit einen Schluß auf frühere Zusammenhänge ziehen; aber ihre Urkunden sind meist recht spärlich und lückenhaft, so daß es verhältnismäßig wenige glückliche Fälle sind, wo ihre Beweisgründe voll zur Geltung kommen, wie z. B. für die frühere Landverbindung zwischen Eurasien und Nordamerika. Am häufigsten kann die jetzige Verbreitung der Lebewelt herangezogen werden, um die Annahme früherer Landverbindungen zu begründen, ja sie liefert vielfach für solche Erwägungen die einzigen Grundlagen. Aber ihre Beweiskraft ist am schwächsten, und die genaue Festlegung der Zusammenhänge nach Ort und Zeit wird um so unsicherer, je weiter sie von der Gegenwart aus zurückliegen. Um die von der Geologie und Paläontologie geforderten Veränderungen der Erdoberfläche in jüngerer und jüngster geologischer Vergangenheit zu stützen und im einzelnen zu beleuchten, bietet die Tierverbreitung der Gegenwart ein ausgezeichnetes Hilfsmittel. Für sich allein aber ist sie von zweifelhafter Beweiskraft und verlangt auch bei reichem Material viel Vorsicht und kritische Abwägung der Gründe.

Leider hat es bei der Anwendung der Tierverbreitung zu erdgeschichtlichen Folgerungen an solcher Vorsicht und Kritik nur zu oft gefehlt, und dies Feld tiergeographischer Forschung ist zum Tummelplatz phantastischer Kombinationen geworden. Von Forbes bis v. Jhering hat die Neigung, Tatsachen der Biogeographie durch Annahme von Landbrücken zu erklären, in ungezügelter Hypothesenbildung geschwelgt und mit Hebungen und Verschiebungen auf der Erdoberfläche gewütet, so daß kaum irgendein Teil der Ozeane zu finden ist, der nicht nach irgendeiner Hypothese zeitweise von Festland eingenommen wurde[21]), und trotz immer wiederholter Warnungen besonnener Forscher läßt sich mancher verleiten, „Kontinente mit derselben Leichtigkeit zu machen, wie ein Koch Pfannkuchen macht" (Darwin)[22]). Solche Annahmen früherer Landverbindungen werden natürlich in dem Maße unsicherer, je zahlreicher die Hypothesen sind, die, eine immer auf die andere gestützt, schließlich den Schluß tragen.

Wenn man die früheren Beziehungen zweier Gebiete, von deren Bewohnerschaft je bestimmte Tierformen als Angehörige der gleichen Verwandtschaftskreise vergleichbar sind, mit Aussicht auf gesicherte Erkenntnis erforschen will, so ist die notwendige und erste Voraussetzung dafür, daß die verwandtschaftlichen Beziehungen jener Tierformen sicher festgestellt werden. Das ist nicht immer eine leichte Aufgabe, und häufig gehen die Ansichten genauer Kenner über das Verwandtschaftsverhältnis der Glieder einer Tiergruppe weit auseinander. Jede phylogenetische Überlegung, die sich nicht auf ausgiebige paläontologische Belege stützen kann, ist auf Vermutungen angewiesen, und diese sind um so gewagter, je weiter die Lücken sind, die zwischen den verglichenen Formen klaffen. Das Vorkommen der großen Laufvögel auf den Festländern der Südhalbkugel, der Strauße (*Struthio*) in Afrika, der Nandus (*Rhea*) in Südamerika, der Emus (*Dromaeus*) und Kasuare (*Casuarius*) in Australien und auf den papuanischen Inseln und dazu der Moas (Dinornithes) in Neu-Seeland wurde von Hutton[23]) und anderen nach ihm als wichtige Stütze für den Zusammenhang dieser Gebiete durch Vermittlung eines antarktischen Festlands aufgeführt. Aber die Voraussetzung, daß diese Vögel zu einer natürlichen Familie zusammengehören, ist durchaus zweifelhaft; sie werden jetzt zu ebensovielen Einzelfamilien ohne bestimmten näheren Zusammenhang gestellt. Ihre Ähnlichkeiten sind nicht gemeinsame Erbstücke, sondern lediglich Konvergenzerscheinungen, die durch gleiche Lebensweise (Aufgeben des Fluges) hervorgerufen sind: starke Ausbildung der hinteren Gliedmaßen mit Verminderung der Zehenzahl, Verlust des Brustbeinkamms und Rückbildung der Flügel, Lockerung des Gefieders, Riesenwuchs; im übrigen sind viele wichtige Unterschiede vorhanden. Daher ist diese Stütze für ein antarktisches Verbreitungszentrum hinfällig[24]). — Wenn Copes Deutung richtig wäre, daß der Goldmull (*Chrysochloris*) Südafrikas und der Beutelmull (*Notoryctes*) Australiens verwandt seien (vgl. S. 74), so würde das für tiergeographische Erwägungen eine wichtige Tatsache sein; dem steht aber die Ansicht Gadows[25]) gegenüber, daß sie nur durch gleiche Lebensweise in ihrem Bau nach der gleichen Richtung umgewandelt sind. — Früher glaubte man, die westindische Insektenfressergattung *Solenodon* mit den Centetiden Madagaskars in nächste Beziehung setzen zu sollen, und dadurch wurde die weite Kluft in der Verbreitung dieser Tiere sehr wunderbar. Genaue Untersuchung hat jedoch gezeigt, daß früher die Enge der Beziehungen übertrieben worden ist, und daß zwischen ihnen viele Unterschiede bestehen; man betrachtet die beiden jetzt als letzte Überbleibsel einer sonst ausgestorbenen altertümlichen Insectivorensippe[26]). Die Froschfamilie der Dendrobatiden, deren Angehörige teils Madagaskar, teils Südamerika bewohnen, war von den Raniden wegen ihrer Zahnlosigkeit abgetrennt; jetzt aber erklärt man diese Eigenschaft als Konvergenzerscheinung und leitet die neotropischen *Dendrobates* von einem neotropischen be-

zahnten Vorfahren, etwa *Prostherapis,* ab, die madagassische *Mantella* von einem afrikanischen Raniden[27]).

Auch sind die einzelnen Tiergruppen für die Erforschung früherer Landverbindungen durchaus nicht alle in gleicher Weise geeignet. Tiere, die ihren Weg durch die Luft nehmen können, sei es aktiv und passiv, wie Vögel, Fledermäuse und Insekten, sei es nur passiv, wie Spinnen und die kleinen Süßwassertiere mit Dauerzuständen, beweisen natürlich nichts für den früheren Zusammenhang jetzt getrennter Wohnsitze verwandter Formen. Tiere, bei denen die Aussicht groß ist, daß sie, mit Treibholz an den Küsten angeschwemmt, wieder zum Leben erwachen, wie manche Schnecken oder Puppenzustände von Bock- oder Rüsselkäfern, dürfen nur mit großer Vorsicht zu solchen Beweisführungen herangezogen werden. Die beste Grundlage für die Aufspürung einstiger Zusammenhänge bilden dagegen solche Tiere, für die das Meerwasser Gift ist, wie die Amphibien und die meisten Regenwürmer, oder solche, die bei längeren Seereisen selbst auf größeren Flößen durch Nahrungsmangel zugrunde gehen müßten, wie kleinere Säuger (Mäuse, Spitzmäuse, Eichhörnchen), oder bei denen gar an eine solche Beförderung nicht zu denken ist, wie große Säuger, besonders Huftiere, für die also breitere Meeresarme eine unüberbrückbare Schranke darstellen.

Die Säuger (und mit ihnen die Vögel) haben vor allen anderen Tiergruppen noch den Vorzug, daß die Umbildung der Arten bei ihnen verhältnismäßig schnell erfolgt. Während die Krebsgattung *Apus,* die noch jetzt im Süßwasser vorkommt, schon im Buntsandstein gefunden wird, während von Binnenmollusken und Insekten im Eocän vorwiegend Gattungen vorkommen, die noch heute leben, und auch von Reptilien nicht wenige Gattungen der Gegenwart (*Emys, Testudo, Chelone; Chamaeleo, Agama, Iguana, Lacerta*) schon im Eocän vorhanden sind, findet sich von Säugern im Eocän keine der jetzt lebenden Gattungen, und nur wenige davon lassen sich bis ins Miocän zurückverfolgen. Im Pliocän haben wir zwar vorwiegend dieselben Säugergattungen wie jetzt; aber lebende Arten sind dort selten, während 80—95% der im Pliocän gefundenen Schneckenarten noch lebend vorkommen. Daß die eigenwarmen Tiere („Warmblüter") so schnellen Umbildungen unterliegen im Vergleich mit dem, was an anderen Tiergruppen in gleichen Zeiträumen der Erdgeschichte beobachtet wird, hängt wohl damit zusammen, daß durch die Eigenwärme alle vitalen Äußerungen gesteigert sind, auch das Auftreten von Mutationen, und daß sich ihnen ferner durch die Eigenwärme in zahlreichen Fällen Lebensmöglichkeiten eröffnen, die anderen Tieren verschlossen sind, und so die neuen Arten erhöhte Aussicht haben, zu überleben. Es läßt sich daher bei den Säugern aus dem Grade des Abstandes in der Verwandtschaft auf den zeitlichen Abstand der gemeinsamen Herkunft und damit auf den Zeitpunkt des einstigen Zusammenhangs der gemeinsamen, jetzt getrennten Wohnplätze schließen. Wenn z. B. in Eurasien und Nordamerika so viele gemeinsame Säugergattungen durch einander sehr nahe stehende Arten bzw. Unterarten vertreten sind, so kann man dar-

aus den Schluß ziehen, daß eine Verbindung zwischen beiden Festländern in jüngster geologischer Vergangenheit bestanden haben muß; denn schon im Pliocän weichen die Säuger artlich von ihren jetzt lebenden Verwandten meist deutlich ab.

Durch das schnelle Abändern der eigenwarmen Tiere erklärt es sich auch, daß die Faunen von Australien, Südamerika und Madagaskar in bezug auf Vögel und Säuger viel eigenartiger sind als in bezug auf Insekten oder Amphibien und Reptilien. Ebenso hat z. B. Celebes an eigenen Gattungen unter den Landmollusken keine, unter den Süßwassermollusken 3, unter Amphibien und Reptilien 1, unter den Vögeln 12 und unter den Säugern 3.

Schließlich sind gerade bei den Säugern gut bestimmbare Reste der ausgestorbenen Formen verhältnismäßig häufig, jedenfalls häufiger als bei anderen Luftbewohnern. Durch diese wird ein zuverlässiger Wegweiser für einstige Zusammenhänge oder auch für Unterbrechungen des Zusammenhangs von Festlandsgebieten gegeben, wie das oben für das Verhältnis von Süd- zu Nordamerika benutzt worden ist.

Natürlich muß man auch auf einen Zusammenhang zwischen zwei Gebieten schließen, wenn andere ihrer Bewohner als gerade Säuger in nahen verwandtschaftlichen Beziehungen stehen. Ein solcher Zusammenhang muß aber nicht notwendig ein direkter sein, der die kürzeste Verbindung zwischen diesen Gebieten bildet; er wird oft, wahrscheinlich sehr oft indirekt, durch Vermittlung eines dritten, mit jenen beiden wiederum verbundenen Gebietes hergestellt worden sein; es braucht auch kein gleichzeitiger, sondern kann ein sukzessiver Zusammenhang sein, ein Zusammenhang in der Zeit. Die Möglichkeit einer solchen Verbindung auf Umwegen wird um so einleuchtender, je mehr Zeit für die Ausbreitung zur Verfügung stand, also wenn die betreffenden Vergleichstiere zu Tiergruppen gehören, bei denen die Artbildung langsam geht. Wenn z. B. Madagaskar mit Südamerika zwei Gattungen von Gottesanbeterinnen (Mantodeen: *Liturgousa* und *Stegmatoptera*)[28]) gemein hat, die sonst nirgends vorkommen, oder wenn die Insektenfresserfamilie der Centetiden auf Madagaskar und die der Solenodontiden auf Cuba und Haiti einander nahestehen, ohne daß sonst nähere Sippschaft vorhanden wäre, so ist in diesen Fällen an eine einstmalige direkte Verbindung der beiden Wohngebiete gar nicht zu denken. Es bleibt nur die Annahme, daß in den eingeschalteten Verbindungsstrecken die Verwandten jener einzelvorkommenden Formen jetzt ausgestorben sind.

In der Tat kennen wir zahlreiche Fälle, wo bei einem jetzt zerstückten Vorkommen einer Verwandtschaftsgruppe ihre einstmals weitere Verbreitung in der Vergangenheit durch versteinerte Reste nachweisbar ist. Die Familie der Cameliden ist jetzt nur in Asien durch die Gattung *Camelus*, in Südamerika durch die Lamas (*Auchenia*) vertreten; sie stammt aber aus Nordamerika, wo sie vom oberen Eocän bis zum Pleistocän Vertreter hatte — damit ist die Verbindung der jetzigen Wohnorte gegeben. Die Schildkrötenfamilie der Pleurodiren

ist heutzutage ganz auf die Landgebiete der Südhalbkugel (Südamerika, Australien, Neu-Guinea, Afrika südlich der Sahara mit Sinaïhalbinsel, Madagaskar, Seychellen) beschränkt; fossil aber findet sie sich in Europa vom oberen Keuper bis Miocän, in Ägypten vom Eocän bis zum mittleren Pliocän, in Indien im Untereocän, in Neu-Seeland in der oberen Kreide, in Nordamerika ebenso, in Südamerika in den *Pyrotherium*-Schichten [29]. Man braucht also, um die Beschränkung der lebenden Pleurodiren auf die südlichen Festländer und ihre Anhänge zu erklären, keine direkten Landverbindungen zwischen ihnen anzunehmen. In ähnlicher Weise erweitert sich überall, wo sichere paläontologische Grundlagen vorhanden und die Verwandtschaften gut belegt sind, der Verbreitungskreis der meisten großen Gattungen und Familien der Fische, Amphibien und Reptilien fast zur Weltweite, so daß die heutige Verbreitung als ein Relikt der früheren Gesamtverbreitung erscheint.

Lehrreiche Beispiele für die Überbrückung heutiger Verbreitungslücken durch ausgedehntere Verbreitung in der Vorzeit bieten auch die Insekten und Spinnen, obgleich von diesen Klassen fossile Überreste nur recht spärlich vorhanden sind. Von der Ameisengattung *Oecophylla* findet sich jetzt eine Art in Ost- und Westafrika, eine in Ostindien, auf den Mollukken und in Neu-Guinea, eine dritte in Australien und auf den Aru-Inseln; dagegen kennt man aus dem europäischen Tertiär schon 4 Arten, und wahrscheinlich war sie in Eurasien noch viel häufiger vertreten [30]. Die Ameisengattung *Ectatomma* ist in vielen Arten in den Tropen von Amerika, Asien und Australien vertreten und findet sich in je 1 Art im baltischen (oligocänen) und sizilischen (miocänen) Bernstein; von der Gattung *Macromischa* sind jetzt 2 Arten in Westafrika, 8 Arten in Kuba und Mexiko zu Hause, 5 Arten finden sich fossil im Bernstein Europas [30]. Die miteinander verwandten Lucanidengattungen *Lamprina* und *Neolamprina* in Südamerika und *Sphenognathus* in Australien enthalten je nur noch wenige lebende Formen; zwischen den beiden Gruppen aber steht vermittelnd *Palaeognathus succini* aus dem baltischen Bernstein und beweist die vormals weitere Verbreitung dieser Formengruppe nach Norden. Von Termiten, die heutzutage in den Tropen und Subtropen der alten und neuen Welt durch mehr als 400 Arten vertreten sind, in gemäßigten Breiten aber fast ganz fehlen (*Termes lucifugus* im südlichsten Europa), kommen im nordamerikanischen und europäischen Tertiär etwa 50 Arten vor [30]. Die altertümliche Spinnenfamilie der Archaeidae überlebt noch in 3 Gattungen, je einer in Patagonien, am Kongo und in Madagaskar; im europäischen Bernstein ist sie durch 6 Arten vertreten [31]. Dergleichen Beispiele gibt es noch viele; sie werden sich auch noch mehren mit fortschreitender paläontologischer Erkenntnis. Immerhin aber wird die Lückenhaftigkeit der paläontologischen Urkunden für das volle Verständnis der Tierverbreitung weiterhin hinderlich sein. Daß trotzdem in vielen Fällen Verbreitungslücken auf diese Weise verkleinert werden können, spricht dafür, daß dieser Erklärungsweise eine weite Geltung zukommt.

Das Hauptgewicht bei der Erörterung früherer Landverbindungen hat natürlich das Urteil der Geologen. Aber da gehen die Ansichten gerade über die grundlegenden Möglichkeiten sehr wesentlich auseinander. Im Hinblick auf die häufigen Änderungen, die die Grenze zwischen Land und Meer im Gebiet der jetzigen Festländer zu früheren Zeiten erfahren hat und die wir aus der Verbreitung der marinen Ablagerungen im Laufe der geologischen Zeiträume mit Sicherheit ablesen können, trug man zunächst kein Bedenken gegen die Annahme daß auch irgendein beliebiger Teil des Meeresbodens früher einmal Festland gewesen sei, und man ließ Landbrücken auch über breite ozeanische Räume entstehen, wenn Ähnlichkeit im geologischen Aufbau oder in der Tierbevölkerung der betreffenden Ufergebiete einen früheren Zusammenhang zu verlangen schienen. Demgegenüber vertrat zuerst J. Dana[32]) die Ansicht, daß Weltmeere und Festländer sich im Laufe der Erdgeschichte in ihrer heutigen Verteilung und Ausdehnung annähernd erhalten hätten, und ihm schloß sich A. R. Wallace[33]) an mit der Behauptung, daß sich die Tierverbreitung auch ohne Verschiebungen so gewaltigen Umfangs verstehen lasse. Der Streit über diese Frage ist noch nicht geschlichtet. So hat Diener[34]) sich für den dauernden Bestand der Großformen der Erde ausgesprochen, während Sueß[35]) die gegenteilige Ansicht vertritt. Dacqué[36]) läßt nach Abwägung des Für und Wider die Frage unentschieden; Soergel[37]) dagegen entscheidet sich aus geologischen wie paläontologischen Gründen für den ungestörten Fortbestand der Festländer unter Einrechnung des Schelfgebiets und für die feststehende Lage und Ausdehnung der Weltmeere. Verbindungen zwischen den jetzt getrennten Landgebieten würden also im allgemeinen nur im Bereiche der Flachsee zu suchen sein. Freilich darf man nicht starr eine Tiefengrenze von 100 Faden (180 m) ansetzen, wie das Wallace tut. Die ganze geologische Beschaffenheit des Gebiets, die Richtung untermeerischer Höhenrücken, die Entfernung der zu verbindenden Gebiete u. a. kommt neben den tiergeographischen Erwägungen bei der Annahme früherer Landbrücken in Betracht.

Mit Ausnahme kleiner Koralleninseln (z. B. Bermudas, mikronesische Inseln) und Vulkaninseln (z. B. Hawaiische Inseln, St. Paul) dürfte es vielleicht kein Landgebiet geben, das von jeher isoliert war und nicht zu irgendeiner Zeit für längere oder kürzere Dauer mit anderen in Verbindung gestanden hat. Für küstennahe Inseln, wie die Inseln des Mittelmeers, Ceylon, Formosa, Tasmanien, Neu-Guinea, aber auch für die japanischen Inseln und Madagaskar ist eine solche Annahme naheliegend und auch von keiner Seite bestritten worden. Auch die westindischen Inseln waren unter sich und mit dem Festland verbunden. Der indo-australische Archipel und die Inselketten, die sich von Neu-Guinea bis Neu-Seeland hinziehen (Melanesien), standen untereinander und mit den benachbarten Festländern in Verbindung, somit zugleich eine Brücke zwischen Südasien und Australien schlagend, wenn auch diese Verbindungen nicht gleichzeitig waren und im ein-

zelnen eine verschiedene Dauer hatten. Afrika stand zeitweise mit Europa in engerer Verbindung, an der Stelle der heutigen Gibraltarstraße und wohl auch über Sizilien und Italien. Unumgänglich notwendig ist auch die Annahme wiederholter Verbindungen zwischen Nordamerika und Eurasien, die sich über den nördlichen Teil des Beringsmeers erstreckten und wahrscheinlich noch ein benachbartes Stück des Eismeers einnahmen, und die vor allem zu Zeiten eines wärmeren Klimas im arktischen Gebiet für viele Tierarten gangbar waren. Auch scheint Madagaskar mit den Seychellen und Maskarenen verbunden gewesen zu sein. Damit ist aber der Zusammenhang aller von „Standtieren" bewohnter Landgebiete hergestellt und der oben gestellten Forderung Genüge getan. Wenn man die zeitlich verschiedenen Verbindungen in eine Karte einzeichnet, so bekommt man eine zusammenhängende Landmasse auf der Nordhalbkugel, von der aus drei Festlandlappen nach Süden vorstoßen. Dagegen muß man der seit Hooker und Hutton oft geforderten und mit vielem Scharfsinn gestützten Verbindung der Südkontinente mit einem antarktischen Festland und dadurch untereinander mit größter Vorsicht gegenübertreten. So lange die unbestreitbaren Ähnlichkeiten, die zwischen einzelnen Bestandteilen der Tierbevölkerung der Südfestländer und Neu-Seelands bestehen, noch anders erklärt werden können — und nach Ansicht vieler Forscher ist das möglich —, sind solche andere Erklärungen sicher vorzuziehen. Vollends Landbrücken, die den Atlantik, Indik oder Pazifik durchsetzt haben sollen, unterliegen so schweren Bedenken, auch von biologischen Gesichtspunkten aus[38]), daß sie keinerlei Beifall verdienen.

Die Überlegungen, aus denen die Verbreitung der Tiere auch auf den Erdteilen der Südhalbkugel ohne ausgiebige Verbindungen dieser Gebiete untereinander oder mit einem antarktischen Festland erklärbar erscheint, knüpfen an die Klimaveränderungen an, unter deren Einwirkung die Tierwelt im Verlaufe ihrer Entwicklung stand.

Aus den Vorstellungen über die Urgeschichte der Erde, die jetzt allgemein angenommen sind, ergeben sich einige Folgerungen in betreff der Entstehung klimatischer Zonen auf der Erde. Organisches Leben konnte erst bestehen, nachdem die Temperatur an der Oberfläche der Erde auf ein Höchstmaß von 40—45^0 gesunken war; denn durch höhere Wärme erleidet das Protoplasma irreparablen Schaden. Bei einer solchen Temperatur muß aber die Wirkung der Sonnenbestrahlung schon recht merkbar sein, und selbst wenn ein Teil der Wärme von der Ausstrahlung aus dem Erdinnern stammt, wird ein Wechsel der von der Sonne zugeführten Wärmemenge an einer bestimmten Stelle einen Wechsel der Gesamttemperatur zur Folge haben. Die Sonnenbestrahlung mußte aber stets die geringste Wirkung an den Polen haben — wobei es ja gleichgültig ist, ob diese mit den jetzigen Polen identisch sind. Daraus ergibt sich, daß die Pole zuerst eine so niedere Temperatur erreichten, daß sich dort Leben entwickeln konnte; denn dort addierte sich zu der Eigenwärme der Erde ein geringerer Betrag

von Sonnenerwärmung. Es ist eine ungerechtfertigte Annahme, daß es früher auf der Erde keine Klimazonen gegeben habe. Nachdem einmal die Wärmezufuhr durch Sonnenbestrahlung eine größere Rolle spielte als die Strahlungswärme der Erde, müssen die äquatorialen Gegenden stets einen Wärmeüberschuß gegenüber den Polen gezeigt haben. Auch muß ein Unterschied zwischen Tag- und Nachttemperatur vorhanden gewesen sein, vielleicht nach Gegenden verschieden. Mindestens müssen solche Temperaturwechsel in merklichem Umfang schon zur Triaszeit bestanden haben; denn sie bilden die notwendige Voraussetzung für die Entstehung eigenwarmer (homöothermer) Tiere, also der Vögel und Säuger; ohne äußeren Temperaturwechsel ist eine konstante Binnentemperatur bedeutungslos.

Für Meerestiere mag, bei dem geringeren Wechsel in der Temperatur des Wassers, das Vorhandensein solcher Klimazonen zunächst von geringerer Bedeutung gewesen sein. Für Lufttiere dagegen waren ihre Wirkungen merkbarer und wichtiger, und um diese allein handelt es sich bei der Landbrückenfrage. Deshalb braucht auch auf die strittigen und unsicheren Fragen nach dem Ort der ersten Entstehung des Lebens nicht eingegangen zu werden. Die ersten Lufttiere entstammen dem Meere, und sie können diesem an den verschiedensten Stellen entstiegen sein, wo es gerade die Bedingungen gestatteten. Bei zunehmender Abkühlung konnten sie immer weiter gegen den Äquator vordringen. Von den Polen mußten später durch weitere Erniedrigung der Temperatur die stenothermen Wärmetiere verdrängt werden; dabei blieb zurück, was sich an die neuen Bedingungen anpassen konnte. Es ist nicht unwahrscheinlich, daß solche Tiere, die sich gegen Temperaturwechsel widerstandsfähig zeigten, auch in anderen Beziehungen stärker und lebenskräftiger waren, wie auch jetzt eurytherme Tiere vielfach auch euryhalin, eurybath, kurz euryök sind (vgl. S. 17). Mit der beständigen Auswahl infolge herabgesetzter und wechselnder Temperatur ging ein verschärfter Kampf ums Dasein gegen die Einflüsse der unbelebten Natur Hand in Hand; Sorge um Nahrung, Pflege der Brut spielen in kälteren Gegenden eine größere Rolle. So ging von den Polargebieten auch weiterhin bei verschärfter Auslese der Fortschritt der Entwicklung aus. Für die Entstehung eigenwarmer Tiere waren die Bedingungen am ehesten in Gegenden mit niederer Temperatur oder mit bedeutenden Temperaturschwankungen im Laufe des Tages oder Jahres gegeben; denn durch den Besitz von regulierbarer Eigenwärme werden die Tiere unabhängig von niederer Temperatur und von Temperaturwechsel. So wurden polare Gebiete der bevorzugte Ort des Fortschritts und der Weiterentwicklung; in diesem Sinne sind sie als Entwicklungszentren zu betrachten.

Daß die Abkühlung nicht einfach beständig und ununterbrochen, wenn auch langsam, von den Polen gegen den Äquator fortschritt, ergibt sich aus dem Auftreten von „Eiszeiten“, Perioden herabgesetzter Temperaturen in jetzt wärmeren Gebieten, denen also wieder Zeiten mit höherer Temperatur folgten. Im allgemeinen aber ist eine fort-

schreitende Abkühlung aus einer Reihe von Erscheinungen zu erschließen[39]. Oben wurde schon erwähnt, daß die Funde fossiler Pflanzenreste in Arktis und Subantarktis für ein früher wärmeres Klima in jetzigen Polargegenden zeugen, und die miocänen Pflanzenfunde in Mitteleuropa beweisen, daß zu jener Zeit das Klima hier so warm war, wie jetzt in den Mittelmeerländern. Das Vorkommen fossiler Korallenriffe, deren Erbauer an eine Mindesttemperatur des Wassers von 20° gebunden sind, rückt in der Nordhalbkugel mit Annäherung an die Gegenwart mehr und mehr südwärts. Während Korallenriffe aus dem Paläo- und Mesozoicum noch vielfach weit nördlich der Alpen gefunden werden (vgl. S. 101), ist ihr Vorkommen im Eocän und Oligocän auf den Nord- und Südrand der Alpen, Arabien und Ostindien beschränkt, und im Miocän und Pliocän rücken sie mehr und mehr gegen den Äquator vor (Java, Rotes Meer, Südjapan)[40]; die Korallenriffe der Jetztzeit liegen mit wenigen Ausnahmen (Golfstrom) nur zwischen den Wendekreisen (Abb. 75 bei Kap. XV).

Die eigenartigen Verbreitungsverhältnisse der Lufttiere bieten eine wesentliche Stütze für die Annahme eines Entwicklungsmittelpunktes im Norden, von wo aus der Fortschritt der Organisationen seinen hauptsächlichsten Ausgang nimmt. Die gewaltigen polumfassenden Landmassen boten gerade für die Entwicklung der Lufttiere eine ausgedehnte Grundlage; die beständig fortschreitende Abkühlung bewirkte immer aufs neue eine Verschärfung der Auslese und gab damit Anstöße zur Fortbildung. Die im fortschrittlichen Sinne abgeänderten Tiergruppen konnten ihr Wohngebiet vergrößern und mußten dabei natürlich südwärts vordringen; die verschiedenen Schübe mußten so aufeinander folgen, daß jeder neue den vorigen südwärts drängte. Auf diesem Wege blieben hier und da, unter dem Schutz von Ausbreitungsschranken, Reste der ursprünglichen Formen sitzen; hauptsächlich aber mußten sie sich in den Südspitzen der drei südlichen Festlandslappen ansammeln, und müssen sich jetzt dort um so reichlicher finden, je ausgiebiger sie durch inzwischen aufgetretene Ausbreitungsschranken (z. B. bei Australien Unterbrechung der Landbrücke seit der Jurazeit) vor den nachdrängenden Wettbewerbern geschützt waren. Damit ist freilich nicht gesagt, daß nur im Norden solche Organisationsfortschritte auftraten. Auch an anderen Stellen können günstige Abänderungen entstanden sein; aber im Norden waren die Verhältnisse dafür am günstigsten, so weit es Lufttiere angeht.

In der Tat wird in den Südkontinenten eine auffällige Anhäufung von altertümlichen Tierformen beobachtet[41]. Obenan steht Australien mit seinen Monotremen und Beutlern, mit den Mäuseformen, deren nächste Verwandte sich als Relikte auf den Bergspitzen von Celebes, Borneo und den Philippinen erhalten haben[42]. Südamerika besitzt in seinen Beutlern, Edentaten und hystricomorphen Nagern, in den Laufhühnern der Familie Tinamidae und den Iguaniden altertümliche Formen; seine Hirsche stehen in bezug auf die Geweihbildung auf niederer Stufe gegenüber den nordamerikanischen. In Afrika südlich der Sahara haben

sich in den Traguliden *(Hyaemoschus)* und Halbaffen, dem Erdwolf *(Proteles)* und dem Goldmull *(Chrysochloris)* Säuger von altertümlicher Beschaffenheit erhalten. In Madagaskar stehen die Lemuren und Centetiden auf primitiver Stufe; die Viverridengattung *Eupleres* bildet einen Sammeltyp und ist als solcher sehr alt; auch die Vogelgattung *Mesites* nimmt eine Zwischenstellung ein zwischen den Limicolen, den Hühnervögeln und der Rallenkranichgruppe[43]). Auch von Wirbellosen finden sich ursprüngliche Formen auffallend häufig auf den Landgebieten der Südhalbkugel. Die Stammgruppe der Termiten ist nur in Australien lebend erhalten; die einfachsten Schmetterlinge von trichopterenartigem Aussehen kommen in Neu-Seeland und Australien vor; die primitiven Bienen der Gattung *Prosopis* machen mehr als die Hälfte der australischen Bienenarten aus. Taylor[44]) zeigt, daß unter den Heliciden die primitivsten Gruppen an den Südspitzen der drei großen Südfestländer und in Neu-Seeland sitzen und daß nach Norden sich immer höher entwickelte Formen anschließen; die Molluskenfauna des südlichsten Afrika kann überhaupt als altertümlich bezeichnet werden[45]). Ähnliches gilt auch für die Verbreitung der Regenwürmer.

Als Gemeinsamkeiten zwischen den Südgebieten finden sich sehr zahlreich versprengte Vorkommen, in bunter Gruppierung der Fundorte. Die primitivsten unter den lebenden Unpaarhufern, die Tapire, haben sich in Südamerika und in Hinterindien erhalten; die Zwerghirsche *(Traguliden)* kommen in Hinterindien, auf den malayischen Inseln und in Westafrika vor. Die Verwandten beider Gruppen finden sich reichlich in den tertiären Ablagerungen Europas und Nordamerikas. Die verwandten primitiven Insektenfresserfamilien der Centetiden und Solenodontiden finden sich lebend nur in Madagaskar und in Westindien; fossil kennt man Verwandte der Centetiden aus dem nordamerikanischen Eocän[46]). Die Iguaniden kommen jetzt außer in Südamerika noch mit zwei Gattungen in Madagaskar und mit einer auf den Fidschi-Inseln vor; versteinerte Reste sind in dem europäischen (Phosphoriten des Quercy) und dem nordamerikanischen (Wyoming) Eocän erhalten[47]). Termiten, die in mehr als 400 Arten auf den Südfestländern vorkommen, fehlen jetzt in den gemäßigten Breiten des Nordens ganz, sind aber dort in vielen fossilen Arten im Bernstein gefunden. Die riesigen Wasserwanzen der Gattung *Belostoma* kommen in ganz Amerika, in Afrika, Südasien und Australien vor; ein ganz vereinzeltes Vorkommen in Süddalmatien bezeugt noch den ursprünglichen Zusammenhang dieser vorwiegend tropischen Verbreitungsgebiete; im übrigen kennt man *Belostoma* fossil aus dem Miocän von Öningen und dem oberen Jura Bayerns[48]). Die Spinnenfamilie der Archaeiden wurde schon auf S. 113 erwähnt. Die Schneckengattung *Gundlachia* lebt in Australien, Neu-Seeland und Südamerika; fossil findet sie sich in den Untermiocänschichten am Affenstein bei Frankfurt a. M.[49]).

In den aufgeführten Fällen ist der zeitliche Zusammenhang des jetzt zerstückten Verbreitungsgebietes bei Formen, die auf den Südkontinenten vorkommen, durch fossile Überreste auf der Nordhalbkugel

sehr wahrscheinlich gemacht. Ähnlich wird der Zusammenhang wohl auch dort sein, wo uns die fossilen Vermittlungsglieder noch fehlen. So sind die sehr altertümlichen Blindwühlen (Gymnophionen) auf Südamerika, Afrika, die Seychellen und Südasien beschränkt. Die Schlangengattungen *Boa* und *Corallus* haben Arten in Südamerika und Madagaskar. Die einzigen Vertreter der Spinnengattung *Cryptostemma* mit segmentiertem Hinterleib, einem Zeichen ursprünglichen Baues, finden sich in Guinea und am Amazonenstrom[50]). Viele Insektengattungen sind auf die Südhalbkugel beschränkt und kommen dort versprengt vor: die Orthopterengattungen *Liturgousa*, *Stegmatoptera* und *Pauletica* in Südamerika und Madagaskar; die Carabidengattungen *Drimostoma* und *Homalosoma* in Madagaskar, Australien und Neu-Seeland. Sehr viele Ameisengattungen sind nur auf den Südfestländern vorhanden; für manche von diesen ist allerdings durch Fossilfunde in Europa der Zusammenhang durch Vermittlung der nördlichen Landmasse wahrscheinlich gemacht. Auch die Familie der Onychophoren mit der Gattung *Peripatus* und ihren Verwandten ist auf Neu-Seeland. Südafrika und das tropische Amerika verteilt. Die uralte Regenwurmgattung *Notiodrilus*, von der die weitverbreitete Familie der Acanthodriliden abgeleitet wird, kommt auf der Südhalbkugel auf Inseln, Gebirgen und an anderen Zufluchtsorten zersprengt vor: in Neu-Seeland mit den Chatham- und Snares-Inseln, auf Neu-Kaledonien, in den durch breite Wüstenstreifen isolierten Oasen Mittel- und Nordwest-Australiens, im südlichsten Afrika und vielleicht auch eine Art im Kamerungebirge, auf den Inseln des subantarktischen Meeres und im südlichsten Südamerika, nördlicher noch in dem Cordillerengebiet bis Mittel-Chile und ein Rest in den mittelamerikanischen Cordilleren: ein echtes Reliktenvorkommen[51])! Die anerkannte Lückenhaftigkeit der paläontologischen Überlieferung macht die Annahme wahrscheinlich, daß Reste aller dieser Formen auf der Nordhalbkugel nur noch nicht gefunden oder nicht erhalten geblieben sind.

Auch regionale Süßwassertiere (vgl. S. 32) kommen mit Beschränkung auf die Landgebiete der Südhalbkugel vor, dort aber in zerstückter Verbreitung auf die verschiedenen Festländer und Inseln. Die einstige Ausbreitung von der Nordhalbkugel aus oder auf dem Umwege über diese mag für sie vielleicht in manchen Fällen zutreffen. Doch bieten sich einer solchen Annahme nicht geringe Schwierigkeiten dadurch, daß die Landverbindungen nicht immer auch entsprechend gerichtete Süßwasserläufe haben, die für Fische und andere Süßwassertiere die Wanderstraße bilden könnten. So wird eine solche Verbindung zwar zwischen Syrien und Afrika angenommen, wo sich die Grabensenkung des Jordantales und Toten Meeres einst weiter südwärts fortsetzte; aber die Landbrücke zwischen Nord- und Südamerika z. B. bietet jetzt wenigstens keine Wege für die Wanderung von Süßwasserbewohnern. Andererseits aber sind hier die Ausbreitungsbedingungen insofern ganz andere, als ja die primären Süßwassertiere, wie Fische, Krebse und Kiemenschnecken, sämtlich ursprünglich aus

dem Meere eingewandert sind. Wenn sie dann jetzt nur in den Binnengewässern der Südhalbkugel vorkommen, so kann das seinen Grund ebensowohl darin haben, daß ihre im Meere lebenden Vorfahren auf die südlichen Meere beschränkt waren, wie darin, daß auf der Nordhalbkugel ihre Verwandten im Süßwasser ausgestorben sind.

Von den drei überlebenden Gattungen der Lungenfische (Dipnoer) kommt *Protopterus* in Afrika, *Lepidosiren* in Südamerika und *Neoceratodus* in Australien vor. Ihr Vorkommen trägt ausgesprochenen Reliktencharakter, wie denn auch die Gattung *Ceratodus* fossil in sehr weiter Verbreitung in Trias-, Jura- und Kreideschichten in Asien, Europa, Afrika und Nordamerika gefunden worden ist. Gerade die tropischen und subtropischen Gebiete mit austrocknenden Gewässern boten ihnen als Luftatmern gute Gelegenheit, in erfolgreichen Wettbewerb mit sonst begünstigteren Bewerbern zu treten und so ihre Stammesgenossen zu überleben. *Protopterus* und *Lepidosiren* graben sich beim Austrocknen der Wohngewässer bzw. dem Aufhören der Überschwemmung in den Boden ein und verschlafen dort 7—9 Monate; *Neoceratodus* kann auch in den sauerstoffarmen Wasserresten an tieferen Stellen sonst versiegender Flußläufe dank seiner Lungenatmung sein Leben fristen. — Die Cichliden und Characiniden, die einerseits in Mittel- und Südamerika, andererseits in Afrika (die Cichliden auch im südlichen Ostindien) vorkommen, dürften wohl einst auch im Meere nur in tropischen und subtropischen Gewässern heimisch gewesen und unabhängig in die Flußläufe der Südfestländer eingewandert sein. Das Aussterben ihrer meerbewohnenden Vorfahren ist um nichts unwahrscheinlicher als bei Cypriniden und Siluriden und erklärt sich durch das Auftreten stärkerer Bewerber, der Stachelflosser, die ihnen aber in das Süßwasser nicht ohne weiteres folgen konnten. Diese Annahme selbständiger Einwanderung in das Süßwasser gewinnt aber die höchste Wahrscheinlichkeit für *Galaxias*, der an den Südspitzen von Afrika, Südamerika und Australien und in Neu-Seeland vorkommt (Kärtchen Abb. 9), weil diese Gattung nicht auf das Süßwasser beschränkt ist, sondern auch noch im Meere lebt. Sehen wir doch auch jetzt noch an vielen Stellen unabhängig voneinander Mitglieder der meerbewohnenden Knochenfischfamilien der Cottiden, Gobiiden, Syngnathiden, Blenniiden und Elopiden ins Süßwasser vordringen. So ist die Elopidengattung *Megalops* in fünf Arten verbreitet an der Ostküste Südamerikas, den Küsten Westafrikas, Ostafrikas und Indiens; *M. thrissoides* geht einerseits in das Magdalena-System, andererseits in die westafrikanischen Flüsse[52]). Eine ähnliche Erscheinung aus einem anderen Tierkreise bietet die Schneckengattung *Potamides*, die sich wahrscheinlich an vielen Stellen unabhängig aus ins Brackwasser eingewanderten *Cerithium* entwickelt hat (vgl. S. 103).

Das beschränkte Vorkommen der altertümlichen Krebsgruppe der Anaspididae im Süßwasser von Australien und Tasmanien, deren nächste Verwandte in den paläozoischen Gattungen *Uronectes* und *Palaeocaris* zu sehen sind, schließt sich dem so vieler Lufttiere auf der

Südhalbkugel an und trägt durchaus Reliktencharakter; in Europa sind verwandte Formen (*Bathynella*) als Relikte in dunklen Brunnen gefunden worden[53]), was für einstmals weitere Verbreitung spricht.

Dabei ist die Überlegenheit der auf der Nordhalbkugel, insonderheit in Eurasien heimischen neuen Formen durchaus nicht bloß eine Annahme, sondern ist geradezu experimentell bestätigt. Wo solche Arten in den Gebieten der Südhalbkugel oder auch nach Nordamerika eingeführt werden, zeigt sich sehr häufig, daß sie die einheimischen Arten ähnlicher Lebensweise verdrängen. So sind auf dem australischen Festland die beiden Raubbeutler, der Beutelwolf (*Thylacinus*) und der „Teufel" (*Sarcophilus*) durch den von Norden kommenden plazentaren Dingo (*Canis dingo*) verdrängt worden und nur in Tasmanien erhalten geblieben, wohin der Verdränger nicht kam (vgl. S. 95). In Australien und Neu-Seeland werden die einheimischen Singvögel durch die aus Eurasien eingeführten Vögel (Sperling, Star, Amsel, Stieglitz, Grün-

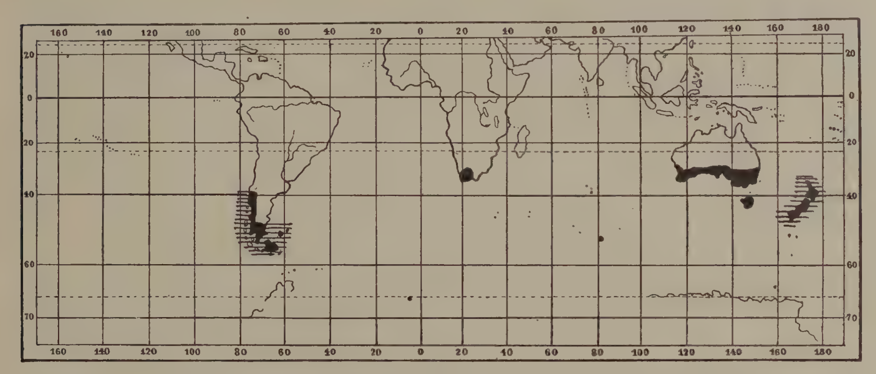


Abb. 9. Verbreitung von *Galaxias*. Nach Boulenger (Cambridge Nat. History).

ling u. a.) mehr und mehr zurückgedrängt[54]). Der Goldfisch (*Carassius auratus*), der in Madagaskar eingeführt wurde, verdrängt dort mehr und mehr die eingeborenen Fische, wo er mit ihnen in Wettbewerb tritt[55]), und der frühere Hauptnutzfisch des Illinois River, der Buffalo (*Ictiobus cyprinella* und *I. bubalus*), weicht immer mehr seinem vor kurzem aus Europa eingeführten Nahrungskonkurrenten, dem Karpfen (*Cyprinus carpio*), so daß jetzt zehnmal so viel Karpfen als Buffalos gefangen werden[56]). In Nordamerika sind die einheimischen Weißlinge (*Pontia protodice* und *Pieris oleracea*) durch den eingeführten *Pieris rapae* mehr und mehr zurückgedrängt[54]). Über 12 Arten europäische Landschnecken haben sich in Nordamerika angesiedelt, dagegen keine einzige amerikanische bei uns[57]). Ameisen und Regenwürmer aus Eurasien haben sich in Südafrika, Südamerika, Australien und Neu-Seeland vielfach auf Kosten der heimischen Arten ausgebreitet. Dagegen konnten sich von den 490 auswärtigen Tierarten, die im Laufe von 3 Jahren durch den Schiffsverkehr in Hamburg eingeschleppt wurden, nur 5 % halten, und diese nur in Treib- und Warmhäusern der Gärtnereien, in

warmer Lohe, in Lagerhäusern und Speichern, aber keine in der freien Natur, wo sie offen der Konkurrenz ausgesetzt ist[58]).

Durch diese Erwägungen wird es wahrscheinlich, daß die Ansammlung altertümlicher Formen in den Südfestländern, besonders in dem lange Zeit isolierten Südamerika und dem seit Ende des Mesozoicums ganz abgetrennten Australien, durch eine Verdrängung alter Faunen aus ihren nördlicheren Wohnsitzen südwärts zustande gekommen ist, und daß die Ähnlichkeiten in der Bevölkerung der Südkontinente daher stammen, daß jene jetzt zerstückt vorkommenden Tiergruppen einst die zusammenhängenden Landmassen der Nordhalbkugel bewohnten und, dort von stärkeren Formen ausgerottet, mit ihren südlichen Vorposten überlebten.

Mit wenigen Worten sei einer Theorie gedacht, die, auf Grund theoretischer Annahmen, die Tierverbreitung aus kosmischen Ursachen erklären soll, das ist die Pendulationstheorie von Simroth[59]). Pendelnde Veränderungen der Pollage in der Richtung eines Meridians, des „Schwingungskreises", wobei sich der Erdball um eine durch zwei entgegengesetzte Punkte des Äquators (Sumatra, Ecuador) festgelegte Achse dreht, sollen periodische Klimaänderungen auf einem Teil der Erdoberfläche hervorrufen, am stärksten auf dem Schwingungskreis, gar nicht an den Drehpunkten („Schwingpolen"); dadurch soll die Tierwelt der betroffenen Gebiete zu Wanderungen in bestimmter Richtung gezwungen werden. Diese Hypothese, die sich sehr hohe Ziele steckt und mit wahrhaft Lamarckscher Phantasie unter Aufbietung eines gewaltigen Einzelwissens von ihrem Erfinder zu stützen versucht wird, kommt wegen der Verfehltheit der Grundannahmen, wegen der Willkürlichkeit in der Verwendung der Tatsachen und der Unsicherheit der Folgerungen, wegen der widerspruchsvollen Ausführung im einzelnen und wegen der zahlreichen entgegenstehenden Verbreitungstatsachen hier für eine eingehende Besprechung nicht in Betracht[60]).

Die Änderung der Ausbreitungshindernisse im Laufe der Zeiten ist es, wodurch uns für die Hauptzüge der gegenwärtigen Verbreitung der Tierwelt die Erklärung geboten wird. Daher kann eine Betrachtung der tatsächlichen Verbreitungsverhältnisse nur dann zu einer tieferen Einsicht führen, wenn sie durch die Rücksicht auf die verwandtschaftlichen Zusammenhänge der Tiergruppen in den verschiedenen Gebieten geleitet wird und sich auf geologischen und paläontologischen Grundlagen aufbaut. Die Aufstellung von Tierverzeichnissen und deren statistische Vergleichung muß unfruchtbar bleiben, wenn sie nicht von solchen Gesichtspunkten aus benutzt wird. Es lassen sich dann Gebiete aufstellen, die als mehr oder weniger abgeschlossene Einheiten nebeneinander stehen, indem in ihnen die Bewohnerschaft, wenigstens in einzelnen Klassen, durch engere Verwandtschaft verbunden ist. In solche Tiergebiete oder Regionen hat zuerst Sclater die Erde nach der Verbreitung der Vögel eingeteilt, und Wallace besonders ist, auf Grundlage der Verbreitung der Säuger, zu einer ähnlichen Regioneneinteilung gelangt. Wallace glaubte, daß diese Ein-

teilung in Tiergebiete für alle Tiergruppen gültig sei. Unter dem Gewicht seines Ansehens ist längere Zeit die immer feinere Ausarbeitung und genauere Umgrenzung der Regionen als eine der Hauptaufgaben tiergeographischer Forschung gepflegt worden.

Die Annahme, daß es eine Einteilung der Erdoberfläche in Tiergebiete gebe, die für alle Tierklassen Geltung hat, ist durch die neuere Forschung widerlegt worden. So ist für Mantodeen eine scharfe Sonderung zwischen äthiopischer und indischer Region nicht vorhanden; beide haben sehr viele Typen gemein, und die wenigen paläarktischen Mantodeen schließen sich diesen eng an, so daß im ganzen nur ein paläotropisches und ein neotropisches Verbreitungsgebiet dieser Familie unterschieden werden kann[61]). Auch die Verbreitungsgebiete der bis jetzt bekannten außereuropäischen Milbengattungen lassen sich mit den gewöhnlichen Regioneneinteilungen nicht in Übereinstimmung bringen[62]). Nach den Verwandtschaftsbeziehungen seiner Regenwürmer wäre Neu-Guinea an Hinterindien und die Sunda-Inseln anzugliedern, während es sonst deutlich mit dem nördlichen Australien zusammengehört[63]); dagegen zeigt Ceylon mit seiner Regenwurmfauna einen engen Anschluß an Australien[63]). Chile und der südliche Teil der Westküste von Südamerika ist durch seine Mollusken, seine Süßwasserfische und seine Regenwürmer vom übrigen Südamerika gesondert, während es sich ihm mit seiner Säuger- und Vogelwelt anschließt.

Auch eine scharfe Abgrenzung der Regionen ist nur selten möglich, und deshalb gehen die Meinungen über die Grenzen sehr auseinander. Besonders die Grenzen zwischen der indischen und der australischen Region sind beständig strittig; die Insel Celebes z. B. ist bald zu der einen, bald zu der anderen gerechnet worden, je nach den Tiergruppen, auf die sich die Einteilung stützte. Die Schaffung von Übergangs- oder Zwischenregionen, die man etwa mit gleichem Rechte zur einen oder zur anderen Region zählen kann, zeigt deutlich die Verfehltheit der Annahme, daß man es hier mit wirklichen, objektiv gegebenen Abschnitten zu tun habe. Es sind Abstraktionen, Zusammenfassungen von mehr oder weniger Ähnlichem, die der einzelne willkürlich enger oder weiter fassen kann und verschieden begrenzen wird je nach der Tiergruppe, von der er ausgeht.

Zweifellos sind ja gemeinsame Züge vorhanden in der Verbreitung verschiedener landbewohnender Tiergruppen. Die Ausbreitungsbedingungen sind ja für Tiere von ähnlicher Lebensweise die gleichen gewesen; die Brücken und Schranken, die für die Ausbreitung der einen förderlich oder hinderlich waren, mußten es auch für manche andere sein. Aber trotzdem ergeben sich für die Verbreitung der einzelnen Abteilungen mancherlei Unterschiede. Diese sind zunächst in dem verschiedenen Alter der Tiergruppen begründet. Klassen, die erst am Ende der Trias oder in der Jurazeit auftraten, konnten natürlich frühmesozoische Landbrücken nicht benutzen, die den Skorpionen, Insekten, Mollusken offen standen. Je älter eine Tiergruppe ist, desto mannigfaltiger sind die Ausbreitungsgelegenheiten, die sich ihr im

Laufe der Zeiten bieten mußten. Ferner kommt die Verschiedenheit in der Vagilität der Tiergruppen in Betracht. Flugtiere, wie Vögel, Fledermäuse und viele Insekten, konnten Wege benutzen, die anderen verschlossen waren; selbst wenn sie nicht freiwillig weite Strecken des Ozeans überfliegen, konnten ihnen Inselreihen und Archipele den Weg erleichtern zu Gebieten, die für Bodentiere unerreichbar blieben. Bei kurzer Dauer einer Landverbindung war schnellere Ausbreitung von Vorteil: von den 22 Amphibien und Reptilien des benachbarten Festlands erreichten nach der Eiszeit 13 die britischen Inseln, aber nur 5 Irland, das früher abgetrennt wurde. Aber auch im übrigen waren für die Lufttiere die Bedingungen nicht gleich. Über eine neue Landbrücke mußte von den beiden neu verbundenen Gebieten aus der Strom der Tierausbreitung in entgegengesetzten Richtungen einsetzen; auf jeder Seite hatten die Eindringlinge den Wettbewerb mit den seitherigen Bewohnern aufzunehmen, denen sie teils durch Euryökie und Vorzüge des Bauplans überlegen waren, während sie andere aus ihren Besitzstand nicht verdrängen konnten, sondern ihnen weichen mußten. So kommt in der Regel nicht ein einseitiger Einbruch in ein neues Gebiet, sondern ein Austausch zwischen den beiden verbundenen Faunen zustande.

Immerhin werden für viele Einwohner eines Gebietes die Verbreitungsgrenzen zusammenfallen, besonders wenn die Schranken sehr wirksam sind. So sind Neu-Seeland, Madagaskar, Südamerika ringsum gut abgeschlossen. Aber auch bei ihnen unterscheiden sich die verschiedenen Tiergruppen nicht gleich stark von den entsprechenden Gruppen jener Länder, mit denen sie früher unmittelbar oder mittelbar zusammenhingen. Denn seit der Trennung können sich einerseits die gleichen Tiergruppen in beiden Gebieten verschieden weit verändert haben, je nachdem der Druck des Wettbewerbs die Wahl zwischen Umbildung und Untergang stellte oder ein solcher Wettbewerb fehlte; andererseits werden solche Tiergruppen, besonders unter den Wirbellosen, die sich nur eine beschränkte Veränderlichkeit bewahrten, in ihrem Bestande gleich geblieben sein. So gehören z. B. die Säuger Madagaskars in der Hauptsache zu endemischen Familien, während bei Reptilien, Amphibien und Insekten häufig die gleichen Gattungen vorkommen wie auf dem afrikanischen Festland. Australien ist in seinem Säugerbestande sehr eigenartig, dagegen schließen sich seine Eidechsen, Schmetterlinge und Regenwürmer denen Indiens nahe an.

Die Faunengebiete (Regionen) sind also Teile der Erdoberfläche, in denen die Tierwelt ein einheitliches Gepräge trägt, die aber gegen benachbarte Gebiete dadurch unterschieden sind, daß infolge längerer oder kürzerer Isolierung die Umbildung der Tierformen in ihnen eigene Wege ging oder auch alte, sonst ausgestorbene Typen vor dem Untergang gerettet werden konnten. Aufgabe der historischen Tiergeographie ist es, die Geschichte der Besiedlung für die einzelnen Faunengebiete zu erforschen. Sie muß die verschiedenen Quellen auffinden, aus denen die einzelnen Arten und Artengruppen stammen. Sie wird dabei wohl meist finden können, daß die jetzige Tierwelt

eines Gebiets keine einheitliche ist, sondern aus mehreren „Schichten" verschiedenen Alters und verschiedener Herkunft besteht[64]). Sie muß die Wanderungen, ihre Richtung und ihre zeitliche Aufeinanderfolge feststellen. Es können da innerhalb derselben Region ganz verschiedene Verhältnisse vorliegen. „Celebes und Ceylon gehören beide nach den Schulbegriffen zur sogenannten orientalischen Region. Wie grundverschieden aber ist ihre Tiergeschichte! Celebes eine geologisch junge Insel, die das Gros ihrer Lebewesen erst auf plio-pleistocänen Landbrücken erhielt (vgl. S. 107), daher arm an endemischen Gattungen. Ceylon dagegen ein Land von ungeheurem Alter, einem uralten Festland angelagert und in seiner Tier- und Pflanzenwelt eine geologische Geschichte widerspiegelnd, der gegenüber die von Celebes bloß wie ein Tag erscheint .... In Ceylon folgen die geologisch älteren Tierformen, Planarien, Mollusken und Kriechtiere, anderen Verbreitungsgesetzen als die geologisch jüngeren Säuger, während die Besiedlung von Celebes erst zu einer Zeit stattfand, als auch schon die Säuger in hoher Entwicklung standen, wonach sich kein Unterschied in der Geschichte der verschiedenen Tiergruppen in Celebes ergab"[65]).

Die historische Tiergeographie steht bei der ungeheuren Aufgabe, die sie zu bewältigen hat, erst am Beginn ihrer Arbeit. Viel Kleinarbeit ist noch zu leisten, und der ungenügende Umfang der bisher vorhandenen Vorarbeiten erschwert einen umfassenden Überblick. Daher konnte auch der großangelegte Versuch Arldts[64]) die weitgesteckten Ziele nicht ganz erreichen.

Literatur.

1) F. E. Geinitz, Die Eiszeit. Braunschweig 1906, S. 7. — **2**) *Nehring, Tundren und Steppen. — **3**) M. Semper, Paläoklimatologie in *Handwbuch d. Naturw. 7. — **4**) O. Heer, Die fossile Flora der Polarländer. Zürich 1868—1883. — **5**) M. Weber, Verh. Ges. D. Natf. Ärzte 74¹, S. 56. — **6**) H. Lohmann, Verh. D. Zool. Ges. 1914, S. 180f. — **7**) A. Pilsbry, Proc. Ac. Nat. Sc. Philadelphia 1900, S. 561—567. — **8**) *Nehring, Tundren und Steppen. — **9**) J. W. Taylor, Trans. 2. Int. Congr. Entom. Oxford 1912, S. 275. — **10**) A. Handlirsch, Verh. Zool.-bot. Ges. Wien 59, S. (183)—(207). — **11**) W. D. Matthew, Bull. Am. Mus. Nat. Hist. 22, S. 353—383. — **12**) F. Pax, ZJb. Suppl. 11, S. 157—330. — **13**) L. Döderlein, Abh. Senckenberg. Ges. 27, S. 43. — **14**) Cooke in *Cambridge Nat. Hist. Mollusca, S. 372. — **15**) *Engelhardt, Selachier, S. 81. — **16**) C. H. Gilbert a. E. C. Starks, Mem. California Ac. Sc. 4, S. 205f. — **17**) Hill, Bull. Mus. Comp. Zool. 28, S. 270. — **18**) P. u. F. Sarasin, Über die geolog. Geschichte der Insel Celebes. Wiesbaden 1901. — **19**) *Wallace, Malay. Arch. 1, S. 18. — **20**) C. R. 6. Congr. Int. Zool. Berne 1904, S. 147—159. — **21**) A. Handlirsch, S.B. Ak. Wiss. Wien, m.n. Kl. 122, Abt. 1, S. 116f. — **22**) Brief an Hooker 17. VI. 1856 in *Werke 15, S. 71; Brief an Lyell 21. II. 1865 in *Werke 16, S. 34. — **23**) Trans. NewZealand Inst. 5, S. 227—256. — **24**) R. Burckhardt, ZJb. Syst. 15, S. 499—536. — **25**) Proc. Z. Soc. 1892, S. 361—370. — **26**) F. E. Beddard in *Cambridge Nat. Hist. Mammals, S. 514. — **27**) H. Gadow, ebenda, Amphibia and Reptilia, S. 272. — **28**) F. Werner, Verh. Zool.-bot. Ges. Wien 59, S. (78). — **29**) G. Pfeffer, ZJb. Suppl. 8, S. 407—440. — **30**) A. Handlirsch, Verh.

Zool.-bot. Ges. Wien 59, S. (185), (187), (191). — **31**) E. L. Trouessart, Rev. scientif. (5) 7, S. 132. — **32**) American Journal of Science 1847. — **33**) *Wallace, Island Life, S. 83—105. — **34**) Mitt. k. k. geogr. Ges. Wien 58, 7. u. 8. Heft. — **35**) E. Sueß, Das Antlitz der Erde, 2 Bde. Prag 1883—1888. — **36**) E. Dacqué, Grundlagen u. Methoden der Paläogeographie. Jena 1915. — **37**) Das Problem der Permanenz der Ozeane und Kontinente. Stuttgart 1917. — **38**) A. Handlirsch, S.B. Ak. Wiss. Wien, m.n. Kl. 122, Abt. 1, S. 1—121. — **39**) A. Penck, Beilage z. Allg. Ztg. 1885, Nr. 135—136. — **40**) *Zittel, Grundzüge 1, S. 106. — **41**) *Rütimeyer, Herkunft, S. 41. — **42**) M. Weber, Die Säugetiere. Jena 1904, S. 488. — **43**) R. Burckhardt, ZJb. Syst. 15, S. 517 f. — **44**) Trans. 2. Int. Congr. Entom. Oxford 1912, S. 271 ff. — **45**) L. Germain, Arch. zool. exp. (5) 1, S. 132. — **46**) *Zittel, Grundzüge 2, S. 366. — **47**) Ebenda S. 210. — **48**) A. Handlirsch, Verh. Zool.-bot. Ges. Wien 59, S. (192) u. S. (203). — **49**) Cooke in *Cambridge Nat. Hist. Mollusca, S. 345; O. Boettger, Ber. Senckenberg. Natf.Ges. 1903, S. 181. — **50**) E. Simon, Hist. naturelle des Araignées, 2. éd. Paris 1892, 1, S. 933 ff. — **51**) *Michaelsen, Verbr. Oligochaeten, S. 71 f. — **52**) G. Pfeffer, ZJb. Suppl. 8, S. 433. — **53**) A. Chappuis, Z. Anz. 44, S. 45. — **54**) S. H. Scudder, Mem. Boston Soc. Nat. Hist. 4, 1887, S. 65. — **55**) G. A. Boulenger, Nature 72, S. 416. — **56**) R. E. Richardson, Bull. Illinois State Lab. Nat. Hist. 9, S. 405 ff. — **57**) O. Stoll, Vierteljahrsschr. Natf.Ges. Zürich 38, S. 339. — **58**) K. Kraepelin, Mitt. Naturhist. Mus. Hamburg 18, S. 183—209. — **59**) H. Simroth, Die Pendulationstheorie. 2. Aufl. Berlin 1914. — **60**) K. Holdhaus, Verh. Zool.-bot. Ges. Wien 59, S. (334)—(357). — Th. Arldt, Arch. f. Natg. 75^1, S. 189—302 und Beitr. Geophysik 10, S. 202—264. E. Fischer, Naturwiss. 2, S. 949—955. — **61**) F. Werner, Verh. Zool.-bot. Ges. Wien 59, S. (70)—(81). — **62**) O. Stoll, Vierteljahrsschr. Natf.Ges. Zürich 37, S. 263 f. — **63**) *Michaelsen, Verbr. Oligochaeten, S. 164. — **64**) Th. Arldt, Die Entwicklung der Kontinente und ihrer Lebewelt. Leipzig 1907. — **65**) F. Sarasin, ZJb. Suppl. 12, S. 91 f.

VIII. Der Bereich (das Areal) und der Einfluß des Raumes.

Die Ausdehnung des Wohngebiets, das eine Art oder eine andere Verwandtschaftseinheit einnimmt, wird als ihr Bereich oder ihr Areal bezeichnet. Der Bereich wird durch die Verbindungslinien der äußersten Fundorte der Art begrenzt. Die Art braucht ihren Bereich nicht in seiner ganzen Ausdehnung zu erfüllen; vielmehr besetzt sie meist nur bestimmte Plätze mit besonderen Eigenschaften, die Biotope („Habitats“). Die Ausdehnung des Bereichs steht in ebenso vielfacher Abhängigkeit von dem Vorhandensein gleichartiger Biotope und der Anordnung der Ausbreitungsschranken, wie von der Geschichte und den Eigenschaften der Art. Demgemäß ist das Areal für Tiere verschiedener Verwandtschaftskreise mannigfach wechselnd, und es geben sich bestimmte Gesetzmäßigkeiten, denen im folgenden nachgegangen werden soll. Andererseits übt ein gegebener, durch Schranken mehr oder weniger scharf begrenzter Bereich schon durch seine größere oder geringere Weite einen

Einfluß auf die Auswahl und Beschaffenheit seines Inhabers, der für die Erklärung tiergeographischer Tatsachen von Wichtigkeit ist.

Eine Unterart, Art, Gattung, Familie usf., die ein kleines Areal bewohnt, kann als stenotop bezeichnet werden, eine solche mit großem Areal als eurytop. Die Größe des Bereichs einer Verwandtschaftseinheit wird durch eine Anzahl von Bedingungen beeinflußt; sie hängt ab von der Verbreitungsfähigkeit der betreffenden Tiere, von ihrem geologischen Alter und ihrer Veränderlichkeit und von ihrer ökologischen Valenz. Natürlich wird von vornherein durch die vorhandenen Ausbreitungsschranken eine Grenze gesetzt, die das Höchstmaß des Bereichs festlegt. Eine Froschart auf einer geologisch alten Insel oder eine Laufkäferart (z. B. *Trechus* sp.) in einer Höhle sind meist in ihrem Vorkommen auf diese Insel oder Höhle beschränkt, und damit ist das Höchstmaß ihres Bereichs gegeben; wohl aber kann durch die besonderen Eigenschaften des Frosches oder Käfers das von ihm bewohnte Areal auf einen Teil der Insel bzw. Höhle beschränkt werden.

Wie die Ausbreitung der Tiere nicht abgeschlossen ist, sondern sich noch in ständigem Fluß befindet, so ist auch der Bereich der einzelnen Art nichts Festes, sondern wechselt in der Zeit, vergrößert, verengert sich oder verschiebt sich als Ganzes. Der Eberfisch (*Capros aper*) des Atlantik und des Mittelmeers war früher an den Küsten Englands ein seltener Gast und wurde für einige Zeit um 1888 so häufig, daß seine Menge in den Netzen die Fischer belästigte. Die Eule *Plusia moneta* war vor 1890 in England unbekannt und ist jetzt dort ein gemeiner Schmetterling. Der Bienenfresser (*Merops apiaster*) hat häufig Versuche gemacht, die Westgrenze seines Bereiches nach Süddeutschland vorzuschieben und ist nur deshalb damit nicht erfolgreich gewesen, weil sein buntes Kleid ihm Verfolgungen von Seiten des Menschen zuzieht; der Girlitz (*Serinus canaria serinus*) ist in den letzten 50 Jahren von der Maingegend bis weit nach Norddeutschland vorgedrungen. Die Haubenlerche (*Galerida cristata*) und die Wanderratte (*Mus decumanus*) haben ihr Areal im letzten Jahrhundert weit nach Westen ausgedehnt; dagegen ist der Bereich der Hausratte (*Mus rattus*) durch das Vordringen ihrer Verwandten stark eingeschränkt worden.

Von größter Bedeutung für die Größe des Bereichs ist die Ausbreitungsfähigkeit einer Tierform, sowohl die aktive, die Vagilität, wie die passive, die Verschleppungsfähigkeit. Großes Areal begegnet uns am häufigsten bei Meerestieren. Vor allem sind die kräftigen Schwimmer oft durch alle Meere verbreitet, unter den Fischen der Thunfisch (*Thunnus thynnus*) und andere Scombriden, unter den Wassersäugern manche von den Zahnwalen (*Physeter*, *Kogia*, *Orca*, *Pseudorca*, *Delphinus*). Unter den Lufttieren sind am häufigsten die Flieger weit verbreitet. Die meisten durch alle Regionen verbreiteten Familien und Gattungen haben unter den Arthropoden die Käfer und Schmetterlinge, unter den Wirbeltieren Vögel und Fledermäuse; Arten von weltweiter Verbreitung kommen unter den luftlebenden Wirbeltieren nur den Vögeln, unter den Wirbellosen besonders den Schmetterlingen zu. Vom Distel-

falter (*Pyrameïs cardui*), der weltweit verbreitet ist, werden nicht selten Massenwanderungen beobachtet, und von solchen werden zeitweise auch Länder überschwemmt, wo der Falter sich nicht dauernd halten kann, wie die Britischen Inseln [1]). Ein Wanderer ähnlicher Art ist die Danaide *Anosia erippus*, die sich erst seit verhältnismäßig kurzer Zeit von Amerika aus über die Südseeinseln nach Neu-Guinea und zu den Sunda-Inseln (1863 Tonga-Inseln, 1873 Celebes) und nach Australien (1871 Queensland) und andererseits über den Atlantik nach den Azoren ausgebreitet hat und gelegentlich auch auf den Britischen Inseln erscheint [2]) Auch ein Schwärmer, *Celerio lineata*, hat sich durch seine Flugfähigkeit in allen Weltteilen heimisch gemacht [3]). Dagegen ist eine Beschränkung der Vagilität im Vergleich zu verwandten Formen mit einer Verkleinerung des Bereichs verbunden: flugschwache und flugunfähige Vögel, die nicht ausgezeichnete Läufer sind, haben einen kleinen Bereich, z. B. flugunfähige Rallen, und die Arten der Heuschrecken mit zurückgebildeten Flügeln, wie Pamphagiden u. a., sind in ihrer Ausbreitung ihren Verwandten gegenüber beschränkt, derart, daß unter den 45 identischen Arten, die den mittelasiatischen Steppen und Wüsten mit denen Nordafrikas gemeinsam sind, sich keine einzige Art findet, die in beiden Geschlechtern flugunfähig ist und nur ganz wenige mit schlechtfliegenden und flugunfähigen Weibchen, bei häufigem Vorkommen flügelloser Formen in beiden Gebieten [4]). Die schlechtfliegenden Satyriden treten gewöhnlich sehr lokal auf, und ihre Flugplätze beschränken sich auf bestimmte Berghänge oder Walddistrikte, und ähnlich finden sich die Arten anderer schwacher Flieger, wie der Zygaenen, nur an ganz umschriebenen Stellen, ein Verhalten, das bei guten Fliegern, wie Pieriden oder Nymphaliden, unbekannt ist [5]).

Wie aktive Beweglichkeit, so hat auch leichte Verschleppbarkeit vielen Tierarten zu weitem Bereich verholfen. Insbesondere haben die Bewohner der vergänglichen Gewässer (Pfützen, Tümpel usw.) und der Moosrasen, deren Dauerzustände dank ihrer Widerstandsfähigkeit ohne Schaden an den Füßen von Wasservögeln verschleppt oder vom Winde verweht werden können, sich vielfach weltweit verbreitet. Das gilt für sehr viele Rhizopoden und andere Protozoen, für Fadenwürmer (*Bunonema richtersi* kommt im Schwarzwald und in der Schweiz, in England und auf den Canaren, auf Kerguelen und Possession-Island vor), für Krebschen [*Ilyocryptus sordidus, Cyclops fimbriatus, C. serrulatus* [6]), das Salzkrebschen *Artemia salina*] und für Bärtierchen [z. B. *Milnesium tardigradum* [7])].

Hier schließt sich die Masse der Tierarten an, die sich im Gefolge des Kulturmenschen in alle Länder verbreitet haben: Wanderratte, Hausmaus und Hund unter den Säugern, unter den Insekten der Floh, die Mehlmotte, manche Ameisen (*Camponotus rubripes, C. sexguttatus*), die Stubenfliege, von Mollusken die Nacktschnecke *Limax variegatus* und die als Speise beliebte *Helix aspersa*, von Regenwürmern z. B. *Eisenia foetida* und *Helodrilus caliginosus* [8]).

Das geologische Alter einer Verwandtschaftsgruppe ist wesentlich für die Größe ihres Wohnbereiches. Die ältere Form konnte Ausbreitungsbrücken benutzen, die der jüngeren nicht mehr zu Gebote standen. Deshalb ist für die Familien der wirbellosen Tiere das Areal im allgemeinen größer als für die der Wirbeltiere. Der weite Bereich so vieler Gattungen bei Skorpionen, Pedipalpen und Tausendfüßern hängt zweifellos mit dem hohen Alter und der jetzt verminderten Umbildungsfähigkeit dieser Gruppen zusammen. Bei den Süßwassermollusken sind die am frühesten auftretenden Gattungen zugleich auch die weitest verbreiteten, so *Planorbis*, *Physa*, *Limnaea* und *Ancylus*, *Unio* und *Pisidium*, die alle schon im Jura, zum Teil sogar schon im Carbon nachgewiesen sind, während die erst mit Beginn des Tertiär auftretenden Muscheln der Gattung *Anodonta* ein engeres Areal einnehmen. Ja das größere geologische Alter scheint in seiner Bedeutung für den Bereich auch hinter der Vagilität nicht zurückzustehen. Die Schmetterlinge sind ja zweifellos vagiler als die Käfer; es gibt unter ihnen ausgesprochene Wanderer und auch weltweit verbreitete Arten, die diesen fast ganz fehlen. Trotzdem sind alle Käferfamilien, mit Ausnahme weniger kleiner, weltweit verbreitet, während dies bei den Schmetterlingen nur für eine beschränkte Anzahl von Familien zutrifft; die Käfer sind eben viel älter und kommen schon in den untersten Stufen des Mesozoikums reichlich vor, während Schmetterlinge erst vom mittleren Jura an bekannt sind. Willis[9]) will auch für die Arten einen gesetzmäßigen Zusammenhang zwischen Größe des Bereichs und Alter der Art nachweisen, muß aber selbst für die langsam sich ausbreitenden Pflanzen zugeben, daß dieser Zusammenhang durch die Anwesenheit physikalischer Schranken und ökologischer Grenzen, durch die Tätigkeit des Menschen und andere Ursachen sehr verschleiert werden kann. Ebenso wie junge können auch aussterbende Formen, z. B. die Brückenechse *Sphenodon punctatus* in Neu-Seeland oder die *Limulus*-Arten an der Ostküste Nordamerikas und an den Molukken jetzt auf ein enges Areal beschränkt sein.

Schließlich ist auch die ökologische Valenz mitbestimmend für die Weite des Bereichs einer Verwandtschaftseinheit. Euryökie irgendwelcher Art ist für die Einbürgerung einer Tierart in neuen Gebieten und damit für Erweiterung ihres Bereichs förderlich, Stenökie dagegen hinderlich. Das gilt namentlich für Luftbewohner, wegen des so viel größeren Wechsels der Bedingungen in ihrem Wohngebiet. Die am weitesten verbreiteten Formen sind denn auch in den mannigfachsten Beziehungen euryök. Die so weit verschleppbaren Tümpelbewohner sind eurytherm, häufig auch euryhalin, so beides in hohem Maße das Salzkrebschen *Artemia salina*. Die Widerstandsfähigkeit von *Cyclops fimbriatus* zeigt sich in der Mannigfaltigkeit seiner Wohnplätze; man findet ihn in Grönland wie in Ceylon, in der Ebene wie auf dem St. Bernhard, im konzentrierten Mineralwasser von Ste. Marguerite (Puy de Dôme) und in den rostbraunen Eisenockerablagerungen der Bäche Rügens, in Höhlen und Bergwerken[10]). — Euryphagie kommt

häufig bei weit verbreiteten Tierarten vor. Bei Raubtieren ist die Ernährung am leichtesten geregelt; ihre Beutetiere, seien es Säuger, Vögel oder Fische, ja selbst Insekten, Würmer oder Muscheln, sind in ihrer chemischen Zusammensetzung im allgemeinen viel gleichartiger als Blätter, Früchte oder Samen von Pflanzen. So sind es unter den Säugern neben Fledermäusen und Meersäugern besonders Raubtierarten, die sich durch ausgedehnten Bereich auszeichnen: der Wolf, der Eurasien und in einer nahestehenden Form Nordamerika bewohnt, der Leopard, der über ganz Afrika und Südasien bis Borneo und Ostchina verbreitet ist, der Puma, dessen Bereich sich von Kanada bis Patagonien erstreckt. Von Vögeln haben manche Tag- und Nachtraubvögel ein sehr großes Areal, z. B. der Seeadler *(Haliaëtus albicilla)*, der Wanderfalke *(Falco peregrinus)* und die Schleiereule *(Tyto alba)*. Die außerordentliche Euryphagie des Raben *(Corvus corax)*, der Aas, lebende Tiere vom Rehkalb und Vogel bis zum Insekt und dem Wurm, Vogeleier, Pflanzen und Getreidekörner, an den Meeresküsten auch Fische frißt, ist für seine weite Ausbreitung sicher nicht unwesentlich gewesen. Das weite Areal so vieler Wat- und Schwimmvogelarten hängt neben ihrer Vagilität und Eurythermie hauptsächlich wohl mit der Ähnlichkeit der Bedingungen, besonders auch der Nahrung zusammen, die der Strand des Meeres oder die Ufer der Teiche und Seen über die ganze Erde hin bieten; manche *Tringa*-Arten sind euryphag, *Tr. canutus* z. B. frißt im arktischen Amerika neben Insekten und Mollusken auch *Saxifraga oppositifolia* und Algen. Euryphagie hat sicher einer Anzahl von Pflanzenfressern die Ausbreitung erleichtert. Die Raupe der fast weltweit verbreiteten Eule *Heliothis armigera* geht in Deli mit Vorliebe an Tabak, in Java an Mais, in Nordamerika an Baumwollpflanzen[11]), und nicht minder euryphag ist die Raupe der weitverbreiteten *Utetheisa pulchella*, die zugleich gegen klimatische Verschiedenheiten große Unempfindlichkeit zeigt[12]). Für die durch den Menschen in alle Welt verschleppte Schnecke *Helix aspersa* ist die Einbürgerung sicher auch durch ihre Euryphagie erleichtert worden: sie fraß von 197 verschiedenen vorgelegten Arten Futter 114, dagegen *H. hortensis* nur 54, *H. nemoralis* nur 26[13]).

Im ganzen ist enger Bereich, inbesondere für Arten und Gattungen, eine viel häufigere Erscheinung als weiter. Die genaue erbliche Anpassung an die gegebenen Lebensbedingungen einer Örtlichkeit, das Spezialistentum, bietet, für die gegebene Zeit wenigstens, so viele Vorteile, daß sie im Kampfe ums Dasein erhalten bleibt. Euryöke Organisation ist ihr nicht notwendig überlegen; deren Vorteil besteht zunächst hauptsächlich in der Möglichkeit weiterer Ausbreitung. Aber das Verhängnis eines hohen Grades von Spezialisierung ist die Einbuße an Anpassungsfähigkeit. Die Nachteile der Stenökie liegen in der Zukunft und machen sich erst geltend bei Änderungen der Lebensverhältnisse an dem Wohnort des Tieres. Dann erst zeigen sich die Vorzüge der Euryökie; denn gerade in der Unempfindlichkeit gegen Einflüsse, die andere Tiere schädigen müssen, besteht die Anpassung der euryöken Tiere.

Die Einschränkung des Bereichs einer Art kann oft sehr weit gehen. Vor allem sind oft kleine Inseln, hohe Bergketten, Gebirgstäler und andere eng umschriebene Gebiete der einzige Wohnort einer Tierart. Von Schmetterlingen kennt man den Spinner *Attacus isabellae* nur aus einem Walde bei Madrid, die Notodontide *Rhymatophila alpina* nur aus der Gegend von Digne (Süd-Frankreich), den Schwärmer *Akbesia davidis* nur von Akbes in Syrien; von der Gattung *Zygaena* kennt man fast 200 Formen, alle einander sehr ähnlich, fast alle im Mittelmeergebiet und oft an ganz beschränkten Stellen, z. B. der Flugplatz von *Z. seriziata* bei Philippeville ist stellenweise nur 8—10 m breit[14]). Bei vielen Laufkäfern, die flugunfähig sind, ist der Bereich eng, einzelne Gebirgszüge oder gar Teile von solchen: *Carabus adonis* ist nur vom Parnaß und Taygetos bekannt, *C. olympiae* nur aus den Tälern von Aosta und Sesia in den Apenninen[15]). Die Schnecke *Limnaea involuta* ist auf einen kleinen Bergsee in Irland beschränkt; *Clausilia scalaris* findet sich nur entlang einem schmalen Streifen Kalk in Malta; ja sogar eine Mollusken g a t t u n g kommt auf engstem Areale vor: *Lanzia*, im Moos auf einer Bergspitze der Insel Bourbon[16]). Von Vögeln ist die Cracide *Oreophasis derbyanus* nur aus dem Walde des Vulkans de Fuego in Guatemala, 3000 m ü. M., bekannt, und bei Kolibriarten ist eine enge Beschränkung des Bereichs nichts Ungewöhnliches: so *Oreotrochilus chimborazo typicus* nur vom Chimborazo, *Eriocnemis glauçopoides* vom Valle Grande in Bolivia. Dies ist nur eine Anzahl von Grenzfällen kleinster Areale.

Meist ist es wohl die scharfe Umgrenzung des Wohnplatzes durch Ausbreitungsschranken bei geringer Vagilität der betreffenden Form, die eine Art zu einer stenotopen macht. Es liegt aber die Frage nahe, ob stenotope Arten nicht sonst noch gemeinsame Eigentümlichkeiten haben, die zu der Enge ihres Bereichs in ursächlicher Beziehung stehen. Es lassen sich ja verschiedene Ursachen für den Mangel weiterer Ausbreitung denken: geringe Expansionskraft, hohe Spezialanpassung an besondere Eigentümlichkeiten eines eigenartigen Wohnorts (etwa bei Salztieren), geringes Alter der Art oder Reliktentum. Geringe Vagilität für sich allein kommt bei der Länge der verfügbaren Zeit nicht in Betracht; der während der Eiszeit von Gletschern bedeckte Teil Deutschlands ist seitdem auch durch so wenig vagile Tiere wie Schnecken und Regenwürmer wieder vollständig besiedelt worden. Die Expansionskraft einer Art müßte in der Hauptsache auf ihrer Fruchtbarkeit beruhen und bei geringer Vermehrung beschränkt sein — es ist kein Beispiel bekannt, wo ein solcher Grund für die Einengung des Areals angeführt werden könnte. Beispiele für spezielle Umbildung unter dem Einfluß beschränkt verbreiteter Einwirkungen würden zu sehen sein in der melanistischen Verfärbung von Schmetterlingen, wie sie wahrscheinlich durch Rauch und andere Produkte der Kohlenverbrennung in Industriezentren veranlaßt wird, wie bei *Cymatophora or, ab. albingensis*[17]). Neu entstandene Formen werden im allgemeinen auf ganz eng umschriebenem Gebiet auftreten, so die Melanismen der Schmetterlinge *Boarmia consonaria* und *B. consortaria* in

der Nähe von Maidstone in England[17]), oder die Fischart *Atherina riqueti*[18]) im Canal du Midi (zwischen Garonne und Mittelmeer seit Ende des 17. Jahrhunderts), die durch Umbildung der mittelmeerischen *A. boyeri* im süßen Wasser entstanden ist. Die letzten Reste uralter Formen endlich kommen nicht selten in enger räumlicher Beschränkung vor. So findet sich der australische Lungenfisch *Neoceratodus forsteri* nur in zwei Flußläufen (Burnett und Mary River) in Queensland, während seine ausgestorbenen Verwandten weit verbreitet waren; die altertümliche Brückenechse (*Sphenodon*) ist auf Neu-Seeland beschränkt; das Schnabeltier *Ornithorhynchus* lebt nur in Flüssen Tasmaniens und Südaustraliens; die Schneckengattung *Pleurotomaria* kommt nur noch in den Meeresteilen um die Molukken und die Antillen vor. Aber gerade die Schranken, die ihren Bereich einengen, sind es vielfach, die ihr Überleben ermöglichen, indem sie stärkere Wettbewerber fernhalten. Enges Areal ist im übrigen keine notwendige Begleiterscheinung von Reliktentum. Der seltsame Cephalopode *Spirula*, der neben *Nautilus* allein noch eine gekammerte Schale besitzt, kommt im Atlantik, Pazifik und Indik in weiter Verbreitung vor, und die Gattung *Eukoenenia*, altertümliche Spinnentiere der Ordnung Palpigradi, ist weit verbreitet und wurde, trotz der geringen Größe dieser Tierchen, in verschiedenen Arten im Mittelmeergebiet, in Siam, Texas und Paraguay gefunden.

Im Gegensatz dazu ist weiter Bereich eines Verwandtschaftskreises, verbunden mit dem Auftreten zahlreicher Differenzierungen, etwa zahlreicher Arten in einer Gattung, ein Anzeichen von Lebenskraft. Weitverbreitete Gattungen haben allgemein zahlreiche Arten. Das Höchstmaß solch weiten Areals bietet die sog. weltweite (kosmopolitische, mundane) Verbreitung; sie steht im Gegensatz zu geographischer Spezialisierung.

Weltweit verbreitet nennt man ein Tier dann, wenn es an allen Stellen vorkommt, wo ihm zusagende Bedingungen herrschen, also an allen Biotopen, die für sein Vorkommen geeignet sind. Das Wort ist nicht so zu verstehen, daß ein Lebewesen durch alle Gewässer, salzige und süße, und über alles Land verbreitet wäre. Ein Tier, das in vielerlei sehr unähnlichen Biotopen gefunden wird, kommt ubiquitär vor und wird als Ubiquist bezeichnet. Weltweite Verbreitung ist in geographischem Sinne, ubiquitäres Vorkommen im ökologischen Sinne gebraucht. So gilt „weltweit" für ausschließliche Meerestiere oder für ausschließliche Lufttiere, wenn jene in allen Weltmeeren, diese in allen Erdteilen oder allen tiergeographischen Regionen des Landes in weiter Verbreitung vorkommen, wobei häufig noch von den Polargebieten stillschweigend abgesehen wird. Die weiteste Verbreitung, geographisch und ökologisch, dürfte wohl manchen Protisten, vor allem Rhizopoden zukommen. So lebt *Cyphoderia ampulla* (Abb. 10) im Meer, im Süßwasser, in Salzwassersümpfen, im Sande der Seeufer, in den Fontinalisquellen der Gebirge und den höchstgelegenen Gletscherseen ebenso wie in den warmen Teichen der Ebene; einige Fundorte sind außer Mitteleuropa: die Eismeerküste, Russisch-Lappland, das Felsengebirge,

Argentinien und Paraguay. Als Beispiel einer sehr weit verbreiteten Metazoenart möge der Distelfalter (*Pyrameis cardui*) gelten, der über die ganze Erde mit Ausnahme von Südamerika und einigen kleinen Inseln vorkommt, von der Ebene bis zur Schneegrenze, von den Tropen bis zum polaren Norden. Als Metazoen, die in allen Meeren vorkommen, seien die Miesmuschel (*Mytilus edulis*) und der Fuchshai (*Alopias vulpes*) genannt.

Die Bedeutung weiter Verbreitung stuft sich natürlich ab mit der Abstufung der Verwandtschaftsgruppen. Bei Gattungen ist weiter Bereich viel häufiger als bei Arten; noch häufiger findet er sich bei Familien und vollends Ordnungen. So sind unter den Lufttieren die Familien aus den Klassen der Taußendfüßer und Skorpione und sehr viele Insektenfamilien von außerordentlich weiter, im hergebrachten Sinne weltweiter Verbreitung; Süßwasserfische, Amphibien und Reptilien besitzen keine allgemein verbreiteten Familien, wenn auch Siluriden, Raniden und Colubriden recht weite Verbreitung haben; von Luftsäugern sind nur Fledermäuse, und zwar die Familie Vespertilionidae weltweit verbreitet. Mundane Gattungen finden sich unter den luft-

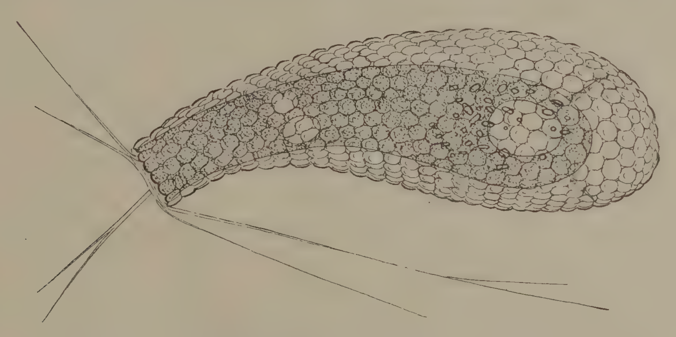


Abb. 10. *Cyphoderia ampulla.* Nach F. E. Schulze.

lebenden Wirbeltieren zahlreich bei den Vögeln (*Turdus, Hirundo*, viele Tag- und Nachtraubvögel, Wat- und Schwimmvögel) und nur sehr wenige bei den Säugern (*Canis* und einige Fledermausgattungen). Arten von weitestem Bereich sind unter den Wirbellosen nicht selten, besonders bei Meeresbewohnern; von Lufttieren kommen nur einige Spinnentiere (*Theridium tepidariorum* und *Th. rufipes, Tegenaria derhauni*), Insekten (Schmetterlinge *Pyrameis cardui, Celerio lineata, Heliothis armigera, Nomophila noctuella* u. a.[19]), Käfer *Cercyon nigriceps*) und Tausendfüßer (*Scolopendra morsitans* und *S. subspinipes*) in Betracht. Aus der Reihe der Wirbeltiere sind es nur eine Anzahl Vogelarten, die ganz oder nahezu weltweite Verbreitung haben (*Pandion haliaëtus, Asio accipitrinus, Tringa canutus* u. a.).

Arten mit weitem Areal gehören gewöhnlich zu umfangreicheren Gattungen mit noch viel weiterem Wohnbereich[20]). So gehören Leopard, Puma und Löwe zu der artenreichen, weitverbreiteten Gattung *Felis*, Wolf und Fuchs mit ihrem großen Bereich zu der umfänglichen und fast weltweit verbreiteten Gattung *Canis*. Für die amerikanischen

Maulwürfe bemerkt True[21]), daß die Gattungen, die die geringste Verbreitung haben, auch am wenigsten variieren. Die Gattungen, denen der Rabe (*Corvus corax*), der Wanderfalke (*Falco peregrinus*), die Ringeltaube (*Columba oenas*) und der Roststrandläufer (*Tringa canutus*) angehören, sind ebenfalls artenreich und weitverbreitet. Das gilt auch z. B. für Reptilien (*Lacerta*) und Amphibien (*Rana*, *Bufo*) und für viele Wirbellose, etwa Land- und Süßwassermollusken (*Helix*, *Limnaea*). Dagegen haben Arten aus artenarmen (monotypischen oder oligotypischen) Gattungen überwiegend einen engen Bereich, z. B. der Panda (*Aelurus*) und Binturong (*Arctitis*) unter den Säugern, *Eurypyga* (2 Arten in Brasilien), *Mesites* (1 Art in Madagaskar), *Didunculus* (1 Art auf den Samoa-Inseln) unter den Vögeln. Bei der Untersuchung der Süßwasserfische Südamerikas findet Eigenmann[22]), daß in einem gegebenen Flußsystem, selbst wenn es so groß ist wie das des Amazonas, die Gattungen von weiter Verbreitung mehrmals so viele Vertreter haben als die Gattungen, die auf dies System beschränkt sind; eine Gattung von engem Areal hat also nicht deswegen eine kleinere Zahl von Arten, weil für zahlreichere kein Raum wäre. Die Ausführungen über die Ursachen, die ein weites Areal ermöglichen und befördern, werden auch auf diese Erscheinung einiges Licht werfen; es sind eben die besonders lebenskräftigen und euryöken Gattungen, die zugleich viele Arten haben und selbst einen weiten Bereich einnehmen. Solche Gattungen aber sind in der Minderzahl. Genaue Statistik zeigt, daß bei den verschiedensten Pflanzen- und Tierfamilien die monotypischen Gattungen (d. h. die mit nur 1 Art) bei weitem am zahlreichsten sind, dann folgen die ditypischen, dann der Reihe nach solche mit mehr Arten[23]).

Viele der weitverbreiteten Arten zeigen die bemerkenswerte Besonderheit, daß sie über weite Strecken hin konstant bleiben, am Rande ihres Verbreitungsbereiches dagegen zahlreiche eigentümliche Varietäten ausbilden. Unter den Schnecken ist es so bei *Helix aspersa*, die an ihrer Südgrenze, in Algerien, eine ungewöhnliche Formenmannigfaltigkeit zeigt, oder bei *Helix (Arianta) arbustorum*, die an ihren horizontalen wie vertikalen Verbreitungsgrenzen (z. B. in den Pyrenäen, im Hochgebirge) stark variiert; ebenso bei der Formengruppe *Levantina* in Palästina[24]). Besonders sind Albinos an den Verbreitungsgrenzen verhältnismäßig häufig, z. B. bei *Arianta arbustorum* im Hochgebirge, bei der oberitalienischen *Helix (Campylaea) cingulata* in Südtirol (Klausen); von *Pupa (Orcula) doliolum* kommen nördlich des Mains fast nur Albinos vor; *Helix (Cepaea) nemoralis*, die in Deutschland selten albin vorkommt, hat an ihrer Südgrenze, in Italien, häufig Albinos[25]). Die europäischen Tritonen zeigen im Süden stellenweise konstante Zwergformen; so mißt *Triton palmatus* ♂ in Porto (Portugal) nur 55 mm gegen 70—80 mm nördlich der Pyrenäen[26]). Der durch ganz Eurasien verbreitete Wasserfrosch *Rana esculenta* nimmt mit seiner Hauptform (var. *ridibunda*) die Mitte dieses Verbreitungsgebietes ein, während die Formen an den Grenzen, *typica* und *lessonae* im Westen und Südwesten, *nigromaculata* im Osten, sich so voneinander

unterscheiden, daß ein Naturforscher, der die japanischen und spanischen Vertreter der Art vor sich hätte, ohne Kenntnis der Zwischenformen nicht zögern würde, diese für verschiedene Arten zu erklären[27]. Ein weiteres Beispiel bietet die Blaumeisengruppe: in Mittel-Rußland findet sich die am wenigsten spezialisierte Form *Parus pleskii*, die an den Kennzeichen der verschiedenen geographischen Unterarten im Osten, Süden und Westen teilnimmt; im NO und N wird sie zu *P. cyanus* umgebildet, im SW und W zu *P. caeruleus* und ihren Unterarten, während sich nach O *P. flavipectus* anschließt[28]. Die eurasischen Hirsche bilden an der Westgrenze (Faröer, Schottland, Elsaß, Korsika, Spanien, Algier) wie an der Ostgrenze (Japan) Zwergrassen. Wahrscheinlich werden an der Grenze des Bereichs die Bedingungen ungünstiger und bewirken, vor allem bei den isolierten Vorposten, die von häufigerer Kreuzung mit der Stammrasse abgeschnitten sind, Kümmern und Abändern. Bei engem Areal jedoch sind die Bedingungen der Umwelt im allgemeinen weniger verschieden, und die Entfernung der Einzelvorkommen voneinander ist nicht so groß.

Für die Größe des Bereichs ist eine untere Grenze vorhanden, die von den Eigenschaften der betreffenden Tiere abhängt, also nach den Arten wechselt. Jedes Tier als Einzelwesen braucht ein Mindestmaß von Wohnraum, um sein Nahrungs- und Bewegungsbedürfnis zu befriedigen. Es ist aber klar, daß für eine Maus ein Raum groß ist, der für einen Elefanten eng erscheint, und daß ein fliegendes Insekt oder eine Antilope größere Ansprüche an die Weite des Raumes stellen wird als bei gleicher Körpergröße eine Schnecke bzw. ein Faultier. Bei Fleischfressern muß der Wohnraum des Einzeltiers größer sein als bei Pflanzenfressern, weil ihre Nahrung spärlicher vorhanden ist; die Zahl der Raubtiere in einem bestimmten Gebiet muß doch viel geringer sein als die Zahl ihrer Beutetiere, sonst müssen sie Hungers sterben. So haben ja auch bei sehr vielen Fleischfressern die Einzeltiere oder Paare ihr bestimmtes Revier, in dem sie keinen Artgenossen dulden, so Bär, Fuchs und Maulwurf, Adler, Eisvogel (*Alcedo*) und Wasserstar (*Cinclus*), selbst der Tausendfuß *Lithobius*, der, im Gegensatz zu dem pflanzenfressenden *Julus*, unter einem Stein in der Regel nur in einem Stück vorkommt. Für das ungefährdete Fortbestehen einer Art ist aber, zur Vermeidung der Inzucht und zum Ausgleich „zufälliger" größerer Abgänge im Kampf ums Dasein, eine Mindestzahl von Paaren notwendig. Daraus ergibt sich ein Mindestmaß für das Areal.

Es ist aber sehr wahrscheinlieh, daß noch andere bedingende Momente hinzukommen. Die kleinsten Wasseransammlungen, wie Quellen, kleine Gräben, Tümpel, beherbergen nur kleine Molluskenformen, wie das Quellschneckchen *Bithynella* oder die Erbsenmuschel *Pisidium* u. a., wobei freilich das Einzelvorkommen, nicht das der Art gemeint ist; ja manche kleine Arten von Schnecken und Muscheln (*Limnaea truncatula*, *Physa hypnorum*, *Planorbis rotundatus*, *Pisidium*) ziehen sogar, wie sicher beobachtet ist, kleine Wasserbecken durchaus den größeren vor. Andererseits kommen die größten Süßwasserfische

auch nur in großen Wasserräumen vor, so in Nordamerika *Aplodinotus grunniens* (um 25 kg schwer) im Gebiete der großen Seen und des Mississippi, der Arapaima (*Arapàima gigas*, bis 3 m lang) im Amazonenstrom und einigen anderen großen Flüssen Südamerikas, bei uns der Wels (*Silurus glanis*) nur in größeren Flüssen und Seen. Große Tierarten werden daher im allgemeinen einen weiteren Bereich verlangen, während kleine mit einem engen Areal auskommen können.

Daher finden sich große Tierarten im allgemeinen nicht auf kleinen Inseln, obgleich sie sich dort wohl eine Zeitlang halten können, wie auf Neu-Amsterdam (66 km²) die Rinder, die dort ausgesetzt worden sind[29]). Genaue Grenzbestimmungen freilich sind da kaum möglich. Der Tiger fehlt merkwürdigerweise in Ceylon, obwohl er auf dem benachbarten Festlande nicht selten ist und auch auf dem kleineren Bali (etwa 5000 km²) vorkommt; es kann daher nicht die geringe Größe von Ceylon hieran schuld sein — vielleicht ist er vom Menschen ausgerottet worden. So wird es verständlich, daß sich als Relikte aus der Eis- und der Steppenzeit in Mitteleuropa nur kleine und sehr kleine Tiere halten konnten, vom Hamster abwärts, meist aber viel kleinere: die Forellen, die Strudelwürmer *Planaria alpina* und *Polycelis cornuta*, das Quellschneckchen *Bithynella* als Eiszeitrelikte, nicht aber Moschusochs (*Ovibos*), Schneehase und Schneehuhn — manche xerothermische Schnecken und Heuschrecken als Steppenrelikte; denn in der Jetztzeit sind für solche größere Tiere die ihren Ansprüchen entsprechenden Räume zu eng. So erklärt auch Engelhardt[30]) das Fehlen von Küstenselachiern an den Küsten der kleinen, festlandfernsten Südseeinseln, z. B. der Hawaiischen, damit, daß der verfügbare Raum bei einer so kleinen Insel für diese Tierformen nicht ausreicht.

Andererseits wirkt der zur Verfügung stehende Raum auf die Beschaffenheit der Bewohner zurück. Dieser Raum fällt nicht schlechthin mit dem Bereich der Art zusammen; immerhin aber umfaßt er eine engere Verwandtschaftsgruppe, die sich, wenn sie unter den besonderen Bedingungen des Wohnraums Abänderungen erfährt, nicht selten als Unterart oder Abart von dem Hauptstamm der Art sondern kann. Versuche haben bewiesen, daß die Stücke einer Tierart verschiedene Größe erreichen je nach der Weite des ihnen zur Verfügung gestellten Raums. Nach Sempers[31]) grundlegenden Untersuchungen erreichte die Teichschnecke *Limnaea stagnalis* in gleicher Zeit in 100, 200, 600, und 2000 cm³ Wasser eine Schalenlänge von bzw. 5, 9, 12 und 18 mm; wurden in gleicher Wassermasse zahlreichere Stücke gezogen, so blieben sie kleiner, als wenn es ihrer wenige waren. Ähnliches wurde von Hoffbauer[32]) für Karpfen festgestellt. Varigny[33]) ermittelte, daß Vergrößerung der Oberfläche die Wirkung der Wassermenge modifiziert. Unter Beachtung aller Fehlerquellen konnte Babák[34]) durch Untersuchungen an Kaulquappen Sempers Befunde bestätigen; die in kleineren Behältern gezogenen Kaulquappen blieben unter sonst gleichen Bedingungen kleiner als die in den größeren Behältern.

Damit ist für eine große Anzahl von Tatsachen eine zusammenfassende Begründung gegeben, wenn sich auch die wirkenden Ursachen im einzelnen noch nicht überblicken lassen. So richtet sich die Größe

der Krebschen aus der pelagisch lebenden Copepodengattung *Diaptomus* nach der Größe der Wohngewässer[35]. Süßwassermuscheln (*Unio*, *Anodonta*) unterliegen den gleichen Einflüssen; z. B. sind die Unionen aus Bächen kleiner als dieselbe Art aus Flüssen, aus der Regnitz kleiner als aus dem Main[36]. Die Forellen aus der Aare wogen im Durchschnitt 240 g, die aus ihren Zuflüssen im Durchschnitt 132 g[37]. Die Felchen (*Coregonus*) aus dem Greifensee und Pfäffikonsee sind Zwergformen gegenüber denen aus dem Zürichsee[38]. Unser Wasserfrosch (*Rana esculenta*) wird in Seen durch die viel größere var. *ridibunda* vertreten. Allerdings darf man die geringere Größe der allermeisten Tierarten der Ostsee und des Mittelmeeres gegenüber denselben Arten im Atlantik nicht hierher stellen; dabei spielen die physikalischen Verhältnisse dieser Becken wohl die Hauptrolle. Wohl aber ist es wahrscheinlich, daß für das häufige Vorkommen verzwergter Formen von Säugern auf kleinen Inseln dieser Gesichtspunkt mit ins Gewicht fällt (vgl. Kap. XXVI). Als Verkleinerung infolge verringerten Wohnraums ist es wohl auch anzusehen, wenn viele Alpentiere, die noch in der Diluvialzeit einen weiten Bereich einnahmen, wie Steinbock und Murmeltier, gegenüber ihren diluvialen Vorfahren beträchtlich an Größe abgenommen haben. Durch das Emporwachsen der Waldregion aus der Ebene ins Gebirge wurden sie auf die Höhen der Alpen beschränkt und ihr einst zusammenhängendes Areal in viele kleine Teile zersplittert[39].

Kleine, eng umgrenzte Plätze, wie Inseln oder Oasen, sind nie von so vielen Tierarten bewohnt, wie gleichgroße Bezirke zusammenhängender Gebiete. „Die ungeheure Zahl von Naturerzeugnissen, die ein Festland kennzeichnet, darf nicht auf einer Insel erwartet werden“[40]. Island hat eine geringere Anzahl von Vogelarten als das gegenüberliegende Norwegen[41]. In Tasmanien kommen nach Goulds Aufzählung nur 181 Vogelarten vor, in Neu-Süd-Wales 385. Sikkhim, dessen Vogelfauna eine der reichsten der Welt ist, hat auf 4015 km² 500—600 Vogelarten; Celebes, das fast 50mal so groß ist (200132 km²), hat deren nur 393. Auf den Azoren (2388 km²) und den Cap Verde-Inseln (3851 km²) brüten je 34 Arten Vögel; im Garten des Poppelsdorfer Schlosses in Bonn mit 8,8 ha werden 43 Brutvogelarten beobachtet. Dieser Unterschied ist dadurch mit Notwendigkeit bedingt, daß der Mindestbereich einer Art (eine Kreuzungsgemeinschaft) größer ist als der Wohnraum, den einzelne Paare innerhalb des Artbereichs verlangen; die geringere Möglichkeit gelegentlichen Ausweichens und die Erschwerung des Eindringens neuer Arten, wie das für Inseln gegeben ist, fällt für Ausschnitte eines Festlands fort.

Dagegen haben weitere Gebiete, unter sonst ähnlichen Bedingungen, im allgemeinen auch die reichere Tierwelt. Ein Hauptgrund dürfte der sein, daß sie reiche Abwechslung an Lebensbedingungen bieten und damit wohl auch eine vermehrte Möglichkeit der Artbildung durch räumliche Sonderung. Das geht z. B. aus der Vergleichung der Amphibien- und Reptilienfauna verschieden großer Inseln mit ähnlichen klimatischen Bedingungen hervor.

Borneo	715 100 km²	79 Amph.	207 Rept.		Neu-Seeland	268 461 km²	1 Amph.	15 Rept.	
Madagaskar	591 563 „	88 „	181 „			—			
Sumatra	443 234 „	48 „	166 „		Kuba	118 833 km²	63 Amph. u. Rept.		
Celebes	200 132 „	26 „	83 „		Haiti	77 253 „	55 „ „ „		
Java	131 733 „	37 „	122 „		Jamaika	10 859 „	33 „ „ „		
Ceylon	65 690 „	37 „	97 „		Portoriko	9 314 „	26 „ „ „		

Die Vergleichung von Neu-Seeland mit den Inseln des tropischen Indik zeigt deutlich, daß die Weite des Gebiets nur bei sonst gleichen Verhältnissen den Ausschlag gibt. Deshalb sind auch die westindischen Inseln nur unter sich vergleichbar.

Ein entsprechendes Ergebnis erhält man, wenn man die Zahl der Fischarten in verschieden großen Flußsystemen vergleicht; als Größenmaß dient die Fläche des entwässerten Gebietes.

Amazonas	7 Millionen km²	gegen	700	Arten	(Eigenmann)
Congo	3,7 „ „	über	380	„	(Boulenger)
Mississippi	3,3 „ „	„	256	„	(Jordan u. Evermann)
La Plata mit Uruguay	3,1 „ „		359	„	(Eigenmann)
Niger	2,1 „ „		96	„	(Boulenger)
Ganges mit Brahmaputra	1,75 „ „		170	„	(Day)
Indus	0,965 „ „		113	„	(Day)

Zum Vergleich mit diesen Tropenströmen seien hier die sibirischen Ströme aufgeführt:

Ob	3,0 Millionen km²		45	Arten	(L. S. Berg)
Jenissei	2,6 „ „	weniger als	62	„	aus ganz Sibirien außer Amur
Lena	2,4 „ „	„ „	62	„	und Baikalsee 62 Arten
Amur	2,05 „ „		73	„	(L. S. Berg)

Weiter möge hier noch der Fischbestand einiger europäischer Flüsse verglichen werden:

Donau	817 000 km²	68 Arten		Elbe	146 000 km²	46 Arten	(v. Siebold)
Rhein	224 000 „	49 „	(v. Siebold)	Oder	133 000 „	45 „	„
Weichsel	191 000 „	48 „	„	Weser	46 000 „	43 „	„

Überall zeigt sich also, daß in gleichen Klimazonen der größere Fluß auch die reichere Zahl von Fischarten besitzt. In ähnlicher Weise wird durch die größere Ausdehnung der Hochsee auf der südlichen Halbkugel im Gegensatz zur nördlichen dort die Ausbildung echter Hochseetiere begünstigt. Im antarktischen und subantarktischen Gebiet ist die Vogelwelt der Hochsee zahlreicher und mannigfaltiger, die Arten der Wale sind zahlreicher. Aber auch die Planktontiere zeigen Ähnliches: bei den Appendicularien stehen 4 antarktische Arten den 3 arktischen gegenüber, bei den Flügelschnecken (Pteropoden) ist die Zahl der antarktischen Arten 6 gegenüber 4 arktischen[42]); Chun[43]) bezeichnet allgemein die antarktische pelagische Fauna als reicher im Vergleich zur arktischen. Selbst bei Bodentieren wird die Weite des Meeres auf der Südhalbkugel durch größere Mannigfaltigkeit der Arten merkbar, z. B. bei Echinodermen[44]) oder Pycnogoniden (82 gegen 62 Arten)[45]).

Weite Räume mit gleichartigen Bedingungen, wie große Waldgebiete, Prärien, Steppen, ausgedehnte Hochgebirgsketten sind überaus

günstig für die Entwicklung spezifisch angepaßter Tierformen; denn sie gewähren einer großen Stückzahl von Tieren Aufenthalt und Fortkommen, und das Gedeihen der Art, ihre Weiterentwicklung und fortschreitende Anpassung ist bei Individuenreichtum im allgemeinen leichter als bei Armut an Individuen. Im Gegensatz zur Einförmigkeit weit ausgedehnter Räume steht jedoch eine wechselvolle Gliederung, die für vielerlei Ansprüche Lebensbedingungen gewährt und das Bestehen zahlreicher Arten und Unterarten nebeneinander fördert. Die große Ähnlichkeit der klimatischen und floristischen Verhältnisse durch das ganze afrikanische Festland südlich der Sahara hat eine gewisse Eintönigkeit der afrikanischen Tierwelt zur Folge, und mehr als in einem anderen Erdteil gleichen sich hier Süden, Westen und Osten [46]), während im Gegensatz dazu in Südamerika der Reichtum an Arten viel größer ist. Die reiche Gliederung des Meeresbodens in der Sagamibucht bei Tokio hat ihren Anteil an dem überraschenden Artenreichtum dieses Meeresteils [47]). Die norwegischen Küstenheringe zeigen infolge der stark variierenden physikalischen Bedingungen ihrer besonderen Aufenthaltsorte eine viel größere Verschiedenheit (reichere Rassenbildung) als die Heringe des offenen Meeres in Nordsee und Eismeer [48]). Im Litoral mit seiner Mannigfaltigkeit der Lebensbedingungen ist die Artenzahl der Gorgonarien viel größer als in der Tiefsee; aber die litoralen Arten haben viel kleinere Bereiche als die abyssalen [49]). Die reich gegliederte und vielgestaltige Ostküste der Adria bietet ungleich mehr verschiedenartige Lebensstätten als die ziemlich einförmige Westküste; daher kommen von den 143 Arten von Dekapodenkrebsen der Adria 116 an der Ostküste und nur 65 an der Westküste vor, und zwar liegt dort wiederum das Maximum des Artenreichtums an der vielfach zerrissenen dalmatinischen Küste und ihren Inseln, vom Quarnero bis nach Cattaro [50]).

Daher hat man geglaubt, aus dem Vorhandensein einer reich differenzierten Tierwelt in einem verhältnismäßig engen Gebiet einen Rückschluß machen zu dürfen auf eine früher bedeutendere Ausdehnung dieses Gebiets. Solches hat man für die Seychellen mit ihren Riesenschildkröten, ihren Riesenvögeln und ihrer sonstigen reichen Bevölkerung gefolgert, und den gleichen Schluß wendet Wallace auf Australien an. Eine gewisse Beziehung zwischen der Größe eines Gebiets und der Mannigfaltigkeit seiner Bevölkerung ist ja zweifellos vorhanden; aber sie läßt sich nicht zahlenmäßig auswerten oder sonstwie scharf genug fassen, um für derartige Folgerungen eine genügend sichere Grundlage zu bieten.

Literatur.

1) D. Sharpe in *Cambridge Nat. Hist. Insects 2, S. 353. — **2)** *Pagenstecher, Verbreitung, S. 36f. — **3)** *Seitz, Großschm. 1², S. 230. — **4)** F. Werner, S.B. Ak. Wiss., m.n. Kl. 123, Abt. 1, S. 379. — **5)** *Seitz, Großschm. 1¹, S. 79. — **6)** S. Ekman in *Erg. Schwed. Südpolar-Exp. 5⁴, S. 33. — **7)** F. Richters in *Fauna arctica 3, S. 496. — **8)** *Michaelsen, Verbreitung, S. 136f. — **9)** J. C. Willis, Age and Area. Cambridge 1922. — **10)**

A. Thienemann, Arch. Hydrobiol. 8, S. 269. — **11)** *Koningsberger, Java, S. 291. — **12)** A. Seitz, ZJb. Syst. 20, S. 400. — **13)** *Taylor, British Moll. — **14)** A. Seitz, Entom. Rundschau 39, S. 20. — **15)** E. Blanchard, C. R. 100, S. 1435f. — **16)** A. H. Cooke in *Cambridge Nat. Hist., Moll., S. 278. — **17)** K. Hasebrock, ZJb. Syst. 37, S. 567—600. — **18)** L. Roule, Z. Anz. 25, S. 262—267. — **19)** *Pagenstecher, Verbr., S. 391. — **20)** *Darwin, Werke 15, S. 25. — **21)** Proc. U. S. Nation.Mus. 19, S. 16. — **22)** C. and R. Eigenmann, Proc. U. S. Nation.Mus. 14, S. 18. — **23)** *Willis, Age and Area, S. 187, 201, 237. — **24)** *Kobelt, Studien 2, S. 118, 352. — **25)** Brieflich durch P. Hesse. — **26)** W. Wolterstorff, C. R. 6. Kongr. Int. Zool. 1904, S. 258—263. — **27)** G. A. Boulenger, Proc. Z. Soc. 1891, S. 374ff. — **28)** H. B. Tristram, Rep. Brit. Ass. 1893 Nottingham, S. 788f. — **29)** *Chun, Tiefen des Weltmeeres, S. 279. — **30)** *Engelhardt, Selachier, S. 20. — **31)** Verh. phys.-med. Ges. Würzburg, N. F. 3, S. 271—279 und 4, S. 50—79. — **32)** Allg. FischereiZtg. 27. — **33)** Journ. Anat. Physiol. 1894, S. 147—188. — **34)** Arch. f. Entw.-Mech. 21, S. 646. — **35)** O. Schmeil in Bibliotheca zoolog., Heft 21, S. 29. — **36)** H. Jordan, Biol. Cbl. 1, S. 399. — **37)** G. Surbeck, Schweiz. FischereiZtg. 1914, Nr. 9. — **38)** *Grote, Vogt, Hofer, Fische, S. 353. — **39)** Th. Studer, Mitt. Natf.Ges. Bern 1913, S. 90f. — **40)** *Darwin, Werke 1, S. 466. — **41)** *Faber, Nord. Vögel, S. 50 § 17. — **42)** H. Lohmann, Verh. D. Zool. Ges. 1914, S. 181. — **43)** *Chun, Arkt. u. antarkt. Plankton, S. 47f. — **44)** R. Koehler, Zbl. Zool. Biol. 5, S. 280. — **45)** E. L. Bouvier, Zbl. Zool. Biol. 5, S. 349. — **46)** A. Pagenstecher, Jahrb. Hamburger Wiss. Anstalten 10, S. 209f. — **47)** *Doflein, Ostasienfahrt, S. 242. — **48)** O. Storch, Natw. Wschr. N. F. 13, S. 626. — **49)** W. Kükenthal, Naturwiss. 4, S. 661f. — **50)** O. Pesta, Die Dekapodenfauna der Adria. Leipzig u. Wien 1918, S. 460f.

IX. Der Lebensraum und seine Bevölkerung.

Das pflanzliche und tierische Leben besiedelt die ganze Oberfläche der Erde mit Einschluß des darüber stehenden Wassers. Die Tiefen des Ozeans und die Gipfel der Berge, die Höhlen und Grotten, die Wüsten und Gletscherränder werden von Lebewesen bewohnt. Außer den Feuerschlünden tätiger Vulkane, den zusammenhängenden Eismassen auf den äußersten Bergspitzen und in den Zentren des polaren Inlandeises, wo schneefreie Plätze fehlen, und den mit giftigen Stoffen (CO_2, H_2S) erfüllten Stellen in Wasser und Luft gibt es kaum eine Stelle der Erdoberfläche, die kein Leben beherbergt. In den festen Untergrund hinein freilich reicht das Leben nur wenige Meter tief, wobei allerdings Höhlen und Schächte als Teile der Erdoberfläche nicht gerechnet werden. In den Luftraum erhebt es sich höher, aber nicht für lange Dauer; alle Pflanzenkeime oder Tiere, die durch Luftströmungen oder durch eigene Kraft vom Untergrunde emporgetragen werden und in die Luft aufschweben, müssen nach mehr oder minder kurzem Verweilen zur festen Unterlage zurückkehren. Dieses ganze

mit Leben erfüllte weiteste Lebensgebiet nennen wir Lebensraum oder Biosphäre[1]).

Der Lebensraum bietet in seinen verschiedenen Teilen sehr ungleichartige Bilder, nach seinen Lebensbedingungen wie nach seiner Lebensbesetzung. Seine Betrachtung erfordert eine Einteilung, die diesen Verschiedenheiten Rechnung trägt. Von zoologischer Seite ist hier noch wenig vorgearbeitet, während die Botaniker mit der biogeographischen Erforschung des Lebensraums auf ökologischer Grundlage schon lange Ernst gemacht haben. Von ihrer Seite ist schon eine bis ins kleinste ausgearbeitete Einteilung und Benennung der Teile vorhanden, für die leider noch keine allgemein anerkannte Einheitlichkeit erreicht ist[2]). Aber der Zoologe kann sich hier nicht ohne weiteres anschließen; die so durchaus andere Ausbreitungsweise der Tiere infolge ihrer Vagilität, die weit stärker hervortretende Bedeutung der Lebewesen des Meeres und der Binnengewässer machen vielfach andere Einteilungsprinzipien notwendig. So kann der Zoologe die tierischen Lebensgemeinschaften nicht so weit zerspalten wie der Botaniker seine Associationen; unterscheidet dieser z. B. in der Tundra: Tundramoor, Sumpfflora, Weidengebüsch, Blumenwiesen, so gibt es zwar manche Insekten und Spinnentiere, die auf einzelne dieser Abteilungen beschränkt sind, aber die große Menge der Tiere, vor allem Vögel und Säuger, können nicht zur Charakterisierung dieser Pflanzenverbände benutzt werden. Dazu kommt, daß das, was für den Botaniker die Belebung des Lebensraums und damit sein Studienobjekt bedeutet, z. B. Wald, Grasland, für die zoologische Betrachtungsweise selbst zum Lebensgebiet wird, in dem sich die Objekte der Untersuchung aufhalten. Freilich wird sich die zoologische Einteilungsarbeit auf der botanischen aufbauen; aber sie darf ihr nicht sklavisch folgen, sondern muß eigene Wege einschlagen.

Das für die Betrachtung grundlegende Lebensgebiet, die primäre topographische Einheit ist die Lebensstätte (der Lebensort) oder der Biotop. Sie umfaßt Abschnitte des Lebensraums, die im wesentlichen Verhalten der Lebensbedingungen und in den dort vorhandenen, an die Bedingungen angepaßten Lebewesen, den Lebensformen, gleichartig sind und von anderen Örtlichkeiten darin abweichen. Die Lebensstätte wird der ganzen ökologischen Gliederung des Lebensraums in gleicher Weise zugrunde gelegt, wie die Art die Einheit für die systematische Einteilung der Lebewelt bildet. Die Lebensstätte ist unmittelbar gegeben durch die Ähnlichkeit der Standortsfaktoren, wie Medium, Klima, Untergrund u. a.; dadurch wird eine analoge Ausbildung der Pflanzen- und Tierbevölkerung an gleichnamigen Lebensstätten bedingt. Besondere Modifikationen einer Lebensstätte, die in immer wiederkehrenden Besonderheiten nebensächlicher Art vom Typus abweichen, können mit der ursprünglich geologischen Bezeichnung Facies belegt werden; sie fügen sich dem Typus der betreffenden Lebensstätte an, wie sich Unterarten und Abarten der Art anfügen.

Wie die Arten zu Gattungen und diese wieder zu höheren Einheiten, zu Familien und Ordnungen zusammengefaßt werden, so werden

auch die Lebensstätten nach ihrer Ähnlichkeit zu Gruppen vereinigt und diese in aufsteigender Reihe angeordnet. Sie bilden Lebensbezirke oder Biochoren, in engerer Zusammenfassung vielleicht Unterbezirke, und die Lebensbezirke ihrerseits werden, wenn nötig, zu Hauptbezirken vereinigt. So gehört die Lebensstätte der Felswüste mit denen der Sand- und der Steinwüste zu dem Lebensbezirk Wüste; dieser wiederum bildet mit der Biochore Eiswüste den Hauptbezirk der Einöden. Die Lebensstätten Schlammstrand, Sandstrand, Kiesstrand, Geröllstrand gehören zu dem Unterbezirk Flachküste, der zusammen mit dem Unterbezirk Steilküste den Lebensbezirk Meeresküste bildet; dieser wird mit dem Lebensbezirk des Stillwassers zur obersten Stufe des Hauptbezirks Meeresboden (Benthos) vereinigt.

Schließlich sind Lebensbezirke und Hauptbezirke zu noch höheren Einheiten verbunden, die als Lebenskreise oder Biocyklen bezeichnet werden. Wir teilen den Lebensraum in drei solcher Lebenskreise: Meer, Binnengewässer und Land. Jeder dieser Kreise stellt besondere, nur ihm eigene Anforderungen an die Beschaffenheit der in ihm vorkommenden Tiere und ist dadurch grundsätzlich von den anderen geschieden (vgl. Kap. IV). Das spricht sich in der vollständigen Verschiedenheit der Tierbevölkerung aus. Zwar gibt es einzelne Tiere, die mehreren Lebenskreisen gemeinsam sind, wie Lachs oder Aal dem Meere und den Binnengewässern, die amphibischen Tiere den Binnengewässern und dem Land, ein Seetaucher (*Colymbus*) sogar allen dreien; aber die geringe Zahl solcher Ausnahmen bestätigt doch nur die Regel.

Innerhalb der Lebensbezirke ergeben sich Unterschiede in der Erscheinung (dem Habitus) durch Verschiebungen ihrer Lage in vertikaler oder meridionaler Richtung. Vertikal aufeinander folgende Gebiete werden als Stufen, meridional angeordnete als Gürtel bezeichnet. So unterscheidet man, unabhängig von der sonstigen Einteilung des Lebensraums, Höhenstufen und Klimagürtel, in die sich die Biochoren einordnen lassen. Höhenstufen sind z. B. beim Meeresboden (Benthos) die verschiedenen Stufen der Wasserbewegung und Durchleuchtung, auf dem Lande Tiefland, Hügelland, Bergland, Hochgebirge und deren einzelne Unterabteilungen. Klimagürtel sind nach der hergebrachten Einteilung die polaren und subpolaren Gebiete, die gemäßigten Gürtel, die Subtropen und die Tropen.

Alle diese Einteilungen sind unabhängig von den historisch begründeten, aus der Ausbreitungsgeschichte der Tiere sich erklärenden Faunenreichen oder Regionen. Die Biotope und Biochoren umfassen analoge, durch die Einwirkung gleicher äußerer Einflüsse ähnlich gemachte Gebiete, deren Tierbevölkerung zwar gleicher Abstammung sein kann, aber nicht sein muß. Die Faunenreiche und ihre Unterabteilungen dagegen beruhen auf gemeinsamer Herkunft, auf Verwandtschaft ihrer Bewohner, also auf homologer Bevölkerung.

Die Gesamtheit der Lebensgebiete ordnet sich also vom Standpunkt der ökologischen Tiergeographie folgendermaßen: Der Lebensraum (Biosphäre) umfaßt die drei großen Lebenskreise (Biocyklen)

Meer, Binnengewässer und Land; in diesen werden, nach der Ähnlichkeit des Habitus, Lebensbezirke (Biochoren) unterschieden, die zu Hauptbezirken vereinigt oder in Unterbezirke gespalten werden können, und in ihnen werden Gebiete mit einheitlichen äußeren Lebensbedingungen (Standortsfaktoren) als Lebensstätten (Biotope) unterschieden, deren Abstufungen als Facies benannt werden sollen.

Die Bevölkerung dieser Gebiete stuft sich in ähnlichem Maße ab. Dem Lebensraum entspricht die ganze Lebewelt, Pflanzen- und Tierreich; die Bevölkerung von Lebenskreisen und Lebensbezirken besteht aus einzelnen Floren und Faunen, für die es einen anerkannten indifferenten Namen, der Tiere und Pflanzen zusammenfaßt, noch nicht gibt (Vegetation nach Gams)[2]. Die durchsichtigste Zusammenstimmung von Gebiet und Bevölkerung finden wir in den Lebensstätten, den Biotopen; sie umfassen eine Bevölkerung, die eine gut gekennzeichnete Einheit ist, die Lebensgemeinschaft oder Biocönose[3]. Die Biocönose ist die Vergesellschaftung von Lebewesen, die einen einheitlichen Abschnitt des Lebensraums bewohnt und in der Auswahl und Zahl der Arten den durchschnittlichen äußeren Lebensverhältnissen entspricht. Die Glieder der Biocönose sind voneinander abhängig und werden durch den Zustand gegenseitiger Bedingtheit in ein biologisches Gleichgewicht gezwängt, das sich durch Selbstregulation erhält und um einen Mittelzustand schwankt. Neben Arten, die auch anderswo vorkommen, sind in jeder Biocönose gewisse Leitformen vorhanden, die ihr eigen sind[4].

Nicht jeder Wohnplatz einer Lebensgemeinschaft ist zugleich ein Biotop in biogeographischem Sinne. Die Lebewelt eines Eichenwaldes, den Wald selbst einbegriffen, bildet eine Biocönose, aber auch ein Ameisennest in diesem Walde oder ein Haselstrauch am Waldrande mit ihrer Bewohnerschaft. Der Eichenwald bildet einen Biotop, die beiden anderen nicht. Die Biogeographie kann nicht so weit spalten, wie es die Ökologie bei der Betrachtung der Lebensgemeinschaften tut. Die Lebensstätte als biogeographische Einheit stellt einen Zug im Antlitz der Erde dar, sie umfaßt ein Gebiet von bestimmten physiognomischem Wert, wie es als charakteristische Einzelheit für die Beschreibung eines Stückes der Erdoberfläche, einer Landschaft etwa, aus mehr oder minder verschiedener Umgebung heraustritt. Durch die Beziehung zur Erdbeschreibung wird für die Lebensstätte eine untere Größengrenze gesetzt; für die Biocönose ist diese Begrenzung nicht schlechthin gültig.

Die Lebensgemeinschaft bildet eine Einheit, deren Glieder sich gegenseitig bedingen. Daher ist es auch nicht angängig, pflanzliche und tierische Bestandteile der Lebensgemeinschaften völlig gesondert zu betrachten; denn die beiden sind aufeinander angewiesen. Es ist aber ein Gebot der Arbeitsteilung, diese Trennung wenigstens so weit vorzunehmen, daß das Verhalten der tierischen Glieder in den Vordergrund gestellt wird. Vor allem deutlich ist die Abhängigkeit der Tiere von den pflanzlichen Gliedern der Biocönose. Die Pflanzen sind die Erzeuger (Produzenten), die nahrungschaffenden assimilierenden

Bestandteile, indem sie mit Hilfe des Chlorophylls die Energie des Sonnenlichtes speichern beim Aufbau hochzusammengesetzter organischer Verbindungen, wie sie die Tiere als Nahrung, d. h. als Wachstums- und Betriebsmittel brauchen. Die Tiere dagegen sind die Zehrer (Konsumenten). Das Tier zerlegt durch seinen Stoffwechsel solche Verbindungen und produziert dabei Kohlensäure und stickstoffhaltige Salze, wie sie die Pflanze braucht.

Wenn diese gegenseitige Ergänzung des pflanzlichen und tierischen Stoffwechsels mit gleichwertigen Beträgen innerhalb jeder Lebensgemeinschaft vorhanden wäre, so befänden sich diese geradezu im Zustand materieller Selbstversorgung, sie wären in sich geschlossen, sie wären, mit einem Ausdruck Kjelléns[5]), autarkisch. Aber nur in wenigen Fällen ist die Lebensgemeinschaft derart abgeschlossen, daß ihr von außerhalb keinerlei Nährstoffe oder doch nur geringe Mengen von solchen zufließen, wie sie ja meist auch nach außen an andere Biocönosen Nährstoffe abgibt. Das gilt noch am ehesten für einen abflußlosen See oder eine Oase in der Wüste. Zuweilen ist die Biocönose in der Hauptsache auf eine Versorgung von außenher angewiesen und kann dann unter Umständen ganz aus Tieren zusammengesetzt sein, wie die Höhlenbiocönosen, die Lebensgemeinschaften in den lichtlosen Tiefen der Meere, der Vogelberg des Nordens.

Innerhalb der Lebensgemeinschaft sind die Pflanzen am unmittelbarsten von der Lebensstätte abhängig. Sie sind, soweit es sich um Land- und Uferpflanzen handelt, an den Boden gebunden, und dessen chemische Zusammensetzung ist maßgebend für ihre Nahrungszufuhr. Sie können sich nicht durch Ortsbewegung den periodisch wiederkehrenden Einflüssen des Klimas entziehen. Die Pflanzendecke des Biotops ist aber in weitgehendem Maße bestimmend für die Tiere; sie bietet ihnen nicht bloß Nahrung, sondern auch Wohnung und Schutz, bestimmt ihre Bewegungsart, erschwert unter Umständen ihre Orientierung; im Wasser schaffen die assimilierenden Pflanzen den Tieren sogar eine Fülle von Sauerstoff. Wegen der Bedeutung der Pflanzen als Nahrungsspender sind auch die fleischfressenden Tiere mittelbar auf sie angewiesen. Die Schutzeinrichtungen der Pflanzen gegen Tierfraß können manchen Kostgänger aus einer Lebensgemeinde ganz ausschließen, wie z. B. ein Vorwiegen der so gut geschützten Farne von wesentlichem Einfluß auf die Zusammensetzung einer Biocönose sein muß.

Durch die ganze Zusammensetzung einer Lebensgemeinschaft, ihre pflanzlichen Grundlagen und die Konkurrenz der in sie eingehenden Tierarten sind die Tiere einer Lebensstätte nach Art und nach Stückzahl bestimmt. Es besteht im allgemeinen ein Gleichgewicht in der Biocönose derart, daß sich die Zahl der vorhandenen Arten und Stücke, trotz beständigen Ab- und Zugangs durch Tod und Fortpflanzung, auf einer nahezu gleichen Höhe hält, ein Beharren im Wechsel. Aber dieses Gleichgewicht ist labil. Es erfährt Störungen dadurch, daß die Bedingungen nicht beständig sind, sondern innerhalb bestimmter Grenzen schwanken. Dabei wird, wenn die Menge der Stücke einer Tierart sich ändert, bei dem innigen Zusammenhang

innerhalb der Biocönose, gleichzeitig ein Einfluß auf ihre übrigen Glieder geübt. So wirkt eine überhandnehmende Vermehrung des Eichenprozessionsspinners (*Cnethocampa processionea*) in einem Wald nicht nur auf die von den Raupen kahlgefressenen Eichen und auf deren übrige Kostgänger, wie Gallwespen oder Eichenwickler (*Tortrix viridana*), denen damit Brutstätte und Nahrung beeinträchtigt wird; die Düngung des Bodens durch die Masse der herabfallenden Exkremente hat ein üppigeres Gedeihen des Bodenwuchses zur Folge; das Wild, das mit seinem Futter die durch die Häutungen verstreuten Gifthaare der Raupen aufnimmt, leidet dadurch heftige Qualen und verläßt solche Waldungen; dagegen ziehen sich Kuckucke, denen auch Haarraupen willkommene Beute sind, in solchen Wäldern zusammen, und das muß, da der Raupenfraß im Mai und Juni stattfindet, einen

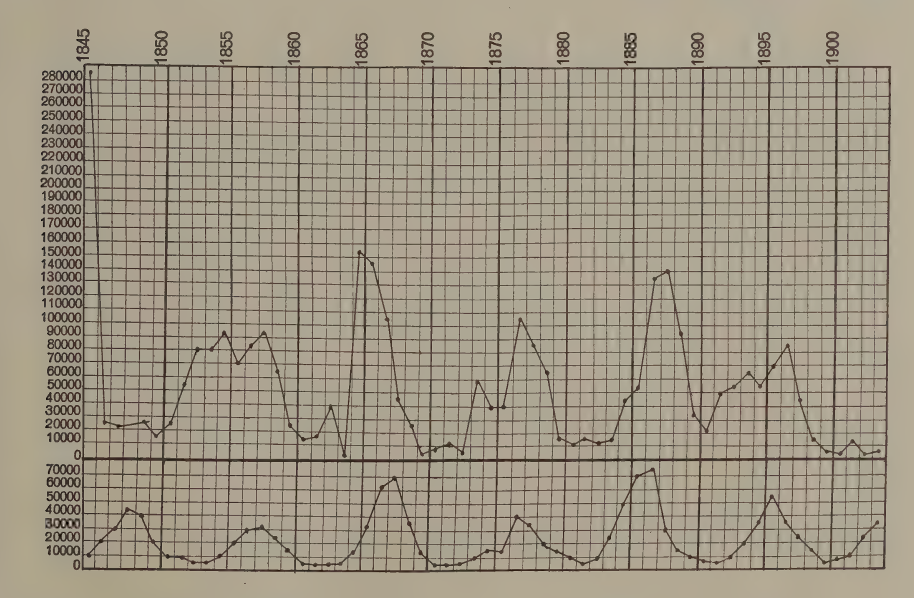


Abb. 11. Eingang von Pelzen von *Lepus americanus* (oben) und *Lynx canadensis* (unten) bei der Hudson Bay Company 1845—1905. Nach E. Th. Seton.

Einfluß auf das Brutgeschäft der kleinen Singvögel haben, in deren Nestern der Kuckuck schmarotzend seine Eier unterbringt. — Eine starke Vermehrung des in einem Meeresteil vorhandenen Planktons hat einen merklichen Einfluß auf die Fischmengen der nächsten Jahre, da das Gedeihen der Fischbrut dadurch gefördert wird. — Die Menge der Raubtiere wechselt mit der Menge der vorhandenen Beutetiere; z. B. ist die Häufigkeit der Luchse in Kanada abhängig von der Häufigkeit der Polarhasen (Kurven Abb. 11).

Solche Störungen gleichen sich im allgemeinen schnell wieder aus durch die überreiche Fruchtbarkeit aller Glieder der Lebensgemeinschaft; dadurch werden die früheren Konkurrenzverhältnisse bald wieder hergestellt. Dauernde Veränderungen im Artbestand und in den Zahlenverhältnissen ergeben sich aber, wenn ein altes Glied aus-

scheidet oder ein neues hinzukommt. „Durch rücksichtsloses Jagen hat man in Labrador das Karibu, das wilde Renntier, fast ausgerottet; mit ihm verschwanden zwei andere Arten lebender Wesen, die von ihm abhängig waren, die Wölfe und die Indianer“ [6]). Durch Einführen mancher paläarktischer Tierarten, wie Singvögel und Regenwürmer, in Neu-Seeland, Australien u. a. sind deren eingeborene Verwandte vielfach verdrängt und vernichtet.

Zu der Abhängigkeit, in der die Glieder einer Lebensgemeinschaft voneinander stehen, also der biotischen Bedingtheit, kommt noch die Abhängigkeit von den abiotischen Lebensbedingungen des Biotops. Diese Standortsbedingungen verlangen von den Lebewesen Anpassungen in um so ausgiebigerem Maße, je mehr sie vom Optimum abweichen. Sie wirken dadurch auslesend; alles, was sich nicht auch mit den extremsten Schwankungen dieser Bedingungen abfinden kann, geht zugrunde (vgl. Kap. II). Daher sind in den Gegenden optimaler abiotischer Bedingungen, wie in den Tropenmeeren oder in den regenreichen Gebieten der Tropen ohne Jahreszeitenwechsel, die Biocönosen in der Hauptsache durch zahlreiche negative Merkmale gekennzeichnet, durch das Fehlen jener Einschränkungen, die die Ungunst der Bedingungen in weniger gesegneten Erdstrichen mit sich bringt. Wenn sich aber die Standortsbedingungen ändern, dann kann auch die Zusammensetzung der Lebensgemeinschaft nicht die gleiche bleiben; es werden manche Glieder ausfallen, andere besser gedeihen, noch andere von außen eindringen können, die vorher ausgeschlossen waren. Die Seen Finnlands und Südschwedens waren einst Teile des alten *Littorina*-Meeres; ihre Abschnürung hatte Aussüßung zur Folge und damit wurde fast die ganze marine Bewohnerschaft vernichtet bis auf einen Fisch (*Cottus quadricornis*) und eine Anzahl Krebschen (z. B. *Mysis relicta, Idothea entomon, Pontoporeia affinis, Limnocalanus macrurus*). Ebenso haben die Klimaänderungen am Schlusse der Eiszeit in den mitteleuropäischen Lebensgebieten eine völlige Veränderung der Biocönosen bewirkt.

Dank diesen auslesenden Einflüssen des Standorts auf die Lebensgemeinschaft kann die ökologische Vergesellschaftung in weit voneinander entfernten Gegenden ähnlich sein, wenn ähnliche Vorgänge und Bedingungen an der Arbeit sind. So entstehen, ohne äußeren Zusammenhang, im Lebensraum verstreut, einander entsprechende Lebensstätten mit ähnlichen Biocönosen. Aber es sind Analogiebildungen; die Glieder der Biocönosen, die Familien, Gattungen und Arten, werden oft ganz verschieden sein. So sind die verschiedensten Grasgebiete, die Prärien Nordamerikas, die Pampas Argentiniens, die Steppen Afrikas, Eurasiens und Australiens unabhängig voneinander bevölkert mit Gliedern des jedesmaligen Faunengebiets; trotz des ähnlichen Gesamteindrucks sind die Bewohner jeweils mit denen anderer Lebensstätten in der Nachbarschaft näher verwandt als mit solchen aus entfernten gleichnamigen Lebensstätten. Die Grassteppen Australiens werden von Beutlern, die Südamerikas von Hystricomorphen, die der holarktischen Region von Muriden bevölkert; aber überall sind es kaukräftige Tiere, Hüpfer mit langen Hintergliedmaßen und Bodenwühler, doch von verschiedenem

Stil. Im übrigen ergeben sich mit Notwendigkeit mancherlei Abweichungen zwischen gleichnamigen Lebensstätten auch dadurch, daß nicht überall die Mitglieder der Lebensgemeinschaften den Bedingungen gleich gut angepaßt sind.

Innerhalb jeder schärfer durchsiebten Biocönose zeigen die einzelnen Arten stets Unterschiede in bezug auf ihre allgemeine Verbreitung.

Am wichtigsten für die Kennzeichnung eines Biotops sind solche Tiere, die stenotop auf diese Lebensgemeinschaft beschränkt sind, die Leitformen oder Charaktertiere, die man geradezu als autochthon bezeichnen kann. Sie sind den hier herrschenden Lebensbedingungen derartig eng angepaßt, daß sie an anderen Plätzen gar nicht leben können. Sie gehören vorwiegend zu den Pflanzenfressern, viel weniger häufig zu den Fleischfressern und Allesfressern, deren Verbreitung in der Regel weiter ist. Solche Tiere mögen als eucön bezeichnet und für die einzelnen Biotope oder Biochoren entsprechend benannt werden: echte Polartiere als eupolar, Charaktertiere der Schneeregion des Gebirges als eunival, solche der Höhlen als eucaval, solche der salzigen Binnengewässer als euhalin, solche der Steppen als euvastal, der Wüsten als eudesertal usw. Die Zahl dieser engst angepaßten Leitformen ist für die allermeisten Biocönosen nur gering; sie nimmt zu, je mehr sich die Lebensbedingungen vom Optimum entfernen und ist z. B. sehr groß für die Lebensgemeinschaft der Moosrasen, wo Widerstandsfähigkeit gegen langdauernde Kälte, Hitze und Trockenheit verlangt wird und nur Tiere bestehen können, die austrocknen und ihre Lebensfunktionen zeitweise vollkommen einstellen können, um dann bei Anfeuchtung anabiotisch zu neuem Leben zu erwachen.

Weit zahlreicher sind in den Lebensgemeinschaften solche Tiere, die zugleich auch an anderen Lebensstätten zu finden sind, teils nur an benachbarten ähnlichen, teils aber auch weit verbreitet, als Ubiquisten (eurytop) an oft sehr verschiedenen Standorten. Wir nennen solche Mitglieder einer Lebensgemeinschaft tychocön, und sprechen sinngemäß von tychopolaren, tychocavalen, tychovastalen Tieren. Es sind häufig Formen von großem Anpassungsspielraum, euryök, wie wir sie oben bezeichnet haben, die daher an Stellen mit sehr verschiedenen Lebensbedingungen gleich gut fortkommen können. Tychocöne Tiere bilden in den meisten Biocönosen die Überzahl, und nur dort, wo durch ungünstige Bedingungen sehr scharfe Siebung stattfindet, treten sie an Zahl hinter den eucönen Mitgliedern der Biocönose zurück. Tychocön ist z. B. der Rabe (*Corvus corax*) in der Arktis, der Laufkäfer *Carabus silvestris* in der Nivalfauna der Alpen, der Wolf in der Tundra; tychocön sind alle Zugvögel.

Schließlich kommen zu diesen regelmäßigen Angehörigen der Biocönose noch solche, die nicht dauernd oder doch in periodischer Regelmäßigkeit an dieser Lebensstätte bestehen können, sondern mehr oder weniger zufällige Vorkommnisse darin sind. Es sind Gäste oder Irrlinge, heterotope Tiere, die, in diesen Biotop gebracht, eine Zeitlang darin leben, dann aber mit Sicherheit zugrunde gehen, wenn sie nicht

den Weg wieder herausfinden in ihnen zusagendere Biotope. Sie mögen xenocön heißen, und sinngemäß im Einzelfall xenopolar, xenohalin, xenovastal usw. Ein Fisch im Spritztümpel einer Felsküste, ein Hochseevogel im Binnenland, ein Schmetterling auf dem Gletschereis, eine Libelle in der Wüste sind Beispiele xenocönen Vorkommens.

Die Lebensgemeinschaft eines Biotops ist also um so gleichartiger, je schärfer die Siebung durch die Standortsbedingungen ist, und meist ist sie um so eigenartiger, je artenärmer sie ist. Am eigenartigsten sind die Lebensgemeinschaften der Wüste und Eiswüste, der Höhlen, der Moosrasen und der ephemeren Tümpel. Das gilt aber nicht durchweg. Die spärliche Thermalfauna z. B., die Tierwelt der heißen Quellen, besteht in der Hauptsache aus Ubiquisten, die den ungünstigen Bedingungen gewachsen sind.

Die Menge des in einem Gebiet vorhandenen Tierlebens ist von Biotop zu Biotop verschieden. Sie hängt vor allem ab von der Nahrungsmenge, die an der betreffenden Stelle zur Verfügung steht. Wenn also die Lebensgemeinschaft geschlossen, autarkisch ist, so wird die Menge der Tiere bestimmt von der Menge des pflanzlichen Anteils der Biocönose, die ihrerseits unmittelbar vom Biotop abhängt. Ein solcher Anhalt fehlt aber, wenn ein großer Teil oder die Gesamtheit der Nahrung von außen her kommt, wie bei den Tiergemeinschaften am Boden der Tiefsee oder bei den Vogelbergen.

Die Tiermenge eines Biotops kann von verschiedenen Gesichtspunkten aus beurteilt werden. Man muß unterscheiden zwischen Wohndichte und Artdichte. Die Wohndichte bemißt sich nach der Masse der tierischen Substanz schlechthin, die an einem Platze vorhanden ist. Wollte man sie nach der Stückzahl der Tiere schätzen, so würde man keine vergleichbaren Werte bekommen; denn kleine Tiere, wie Hydroidpolypen, Copepoden, Mücken oder selbst Mäuse, sind meist in viel größerer Stückzahl vorhanden als größere, und Lebensgemeinschaften, die neben kleineren auch größere Tiere enthalten, müßten bei gleichen Zahlenwerten doch für reicher gelten als solche mit nur kleinen Tieren. Freilich begegnet eine genaue Schätzung bei den Lebensgemeinschaften der Lufttiere den allergrößten Schwierigkeiten. Genau ermittelt ist dagegen die Wohndichte für das Plankton des Meeres und der Binnengewässer. — Die Artdichte dagegen ist für viele Gebiete ein bekannter Wert. Es ist die Anzahl von Arten (und Gattungen), die in einem größeren Gebiete angetroffen werden, gleichgültig, ob sie durch viele oder wenige Stücke vertreten sind, ob sie häufig oder selten sind. Freilich gibt die Kenntnis der Artenzahl durch eine Artenliste nicht ohne weiteres einen Einblick in eine Biocönose. Wollte jemand nur nach einem Katalog das Schmetterlingsleben der paläarktischen Fauna beurteilen, so würde er zu ganz verkehrten Vorstellungen kommen. „Er findet nämlich die *Pyrameis* mit 4, *Vanessa* mit 12, *Pieris, Epinephele* und *Pararge* mit 20, *Coenonympha* mit nur 25 Formen vertreten; dagegen erscheinen die Gattungen *Satyrus* mit 56, *Sesia* mit 78 und *Erebia* gar mit 80 Formen. Er muß also erwarten, daß er fast ausschließlich *Sesia-*, *Erebia-* und *Satyrus*-Arten erbeuten werde; ein

glücklicher Tag könnte ihm etwa eine *Pieris*, *Coenonympha* oder *Epinephele* bringen, darauf aber, daß er *Vanessa* oder *Pyrameis* zu sehen bekommt, kann er nicht rechnen. Steht die Wirklichkeit hierzu nicht in vollendetem Gegensatz? *Pieris*, *Coenonympha* und *Epinephele* sind zu Tausenden da, *Pyrameis* und *Vanessa* in Menge, während von *Satyrus* ihm vielleicht die *semele* begegnen wird, von den gegen 80 Sesien aber voraussichtlich nicht eine!" [7]).

Während die Wohndichte einen absoluten Wert darstellt, ist die Artdichte ein relativer. Die Artdichte hängt einerseits ab von der mehr oder weniger scharfen Siebung durch die Lebensbedingungen; andererseits wird sie aber auch durch historische Verhältnisse, durch die Geschichte des betreffenden Biotops und seiner Biocönose bestimmt. So wird die Artdichte auf einer ozeanischen Insel im allgemeinen geringer sein als auf einer gleich großen festlandnahen Insel, wenn sonst gleiche Bedingungen herrschen. Unter optimalen Bedingungen ist die Artdichte eine sehr große; aber sie nimmt mit der Gunst der Verhältnisse ab; für zwei Biotope, deren Wohndichte gleich ist, kann die Artdichte sehr verschieden sein.

„Jedes biocönotische Gebiet hat in jeder Generationsperiode das höchste Maß von Leben, das es zu bilden und zu erhalten imstande ist. Aller daselbst vorhandene organisierbare Stoff wird von dem dort erzeugten Leben völlig in Anspruch genommen", sagt Möbius [8]). Das gilt aber, besonders für das tierische Leben, nur mit dem Vorbehalt, soweit die Glieder der Biocönose zur Ausnutzung dieses organisierbaren Stoffes fähig sind. Es kann z. B. durch die Geschichte eines Wohngebiets die volle Ausnutzung der von den höheren Pflanzen gebotenen Nahrungsfülle verhindert sein. Die Verwertung pflanzlicher Nahrung, vom Phytoplankton abgesehen, erfordert besondere Anpassungen und ist deshalb nicht allen Tieren möglich. Pflanzenfresser sind in der Hauptsache die Landschnecken, viele Insekten, Vögel und besonders Säuger; in allen übrigen Tiergruppen sind solche nur spärlich vorhanden. So kommt es, daß vielfach eine hinreichende Ausnutzung der durch die vorhandene Nahrungsfülle gebotenen Lebensmöglichkeiten nicht stattfinden kann, weil bestimmte Tiergruppen fehlen. Die Besiedlung mancher Gebiete, vor allem von Inseln, wie Neu-Seeland, Falklandsinseln und vielen anderen, mit Huftieren (Schafen und Rindern, Pferden) hat gezeigt, wie viel mehr Leben sie zu erhalten imstande sind, als sich tatsächlich auf ihnen vorfand; es fehlten Lebewesen, die die vorhandenen Vorräte aufschließen konnten.

Immerhin wird innerhalb gleich großer Räume bei ähnlichen Bedingungen der Nahrungsversorgung der Gesamtmasse des entstehenden Lebens, insbesondere des Tierlebens, also die tierische Wohndichte, nicht sehr verschieden sein. Daraus ergibt sich für vergleichbare Gegenden jenes eigentümliche Verhältnis zwischen Artenmenge und Stückzahl, das schon oben auf S. 26 besprochen wurde: sie sind umgekehrt proportional. So zeigen die polaren Meere für die meisten Tiergruppen eine geringere Artenzahl von Bewohnern als die Tropenmeere, aber darum keine geringere Wohndichte; Planktonfänge z. B.

sind im Sommer dort meist quantitativ bedeutender als in den tropischen Meeren. Aber die einzelnen Arten, etwa von Radiolarien, Copepoden, Fischen, kommen dort in ungeheuren Schwärmen vor, während in den Tropen bei größerem Reichtum an Arten die Stückzahl innerhalb der Arten geringer ist. Die Oligochäten des Meeresstrandes, die wegen des wechselnden Salzgehalts des Wassers euryhalin sein müssen, sind bei günstigen Ernährungsbedingungen zwar in geringer Artenzahl, aber in sehr großer Masse vorhanden[9]. Auf den nahrungsreichen Schlickmassen des Wattenmeers kommen zwar nur sehr wenige, euryöke Tiere vor, diese wenigen aber in ungeheurer Stückzahl[10]. Die Schlammwürmer (*Tubifex*) am Rande verunreinigter Wasserläufe, die den nährstoffreichen Schlamm verzehren, teilen diesen Biotop nur mit wenigen anderen Tieren; aber sie sind durch die Ungunst der Lebensbedingungen, der sie zu trotzen vermögen, vor den Nachstellungen von Feinden, etwa Fischen oder Raubinsekten, geschützt und deshalb in so dichten Mengen vorhanden, daß sie weite Strecken des Wasserbodens nahe der Oberfläche tief rot färben. Andere Beispiele wurden früher angeführt.

So bestimmt also der Nahrungsvorrat die tierische Wohndichte; ob aber die Bevölkerung eintönig oder mannigfaltig ist, das hängt von anderen Umständen ab. Optimale Bedingungen begünstigen die Artbildung, wie reiche Ernährung bei den Haustieren die Variation befördert. Wegen der geringeren Siebung werden außerdem unter solchen Verhältnissen neu entstandene Arten leichter erhalten bleiben. Mannigfaltigkeit in der Pflanzenwelt ist wiederum für die Mannigfaltigkeit der Tiere günstig. Unter ungünstigen Standortsbedingungen, im Pejus, werden dagegen nur wenige Arten die nötigen Anpassungen aufbringen können, um durchzuhalten; diese erfahren dann aber auch nur geringe Konkurrenz und können sich bei genügender Nahrungsmenge reichlich vermehren.

Wohndichte aber ist immer noch nicht gleich zu setzen mit Lebensfülle. In den gemäßigten und kälteren Gegenden drängt sich das Leben auf einen bestimmten, oft nur kurzen Teil des Jahres zusammen; die Entwicklung der Lebewesen geht langsam vor sich und erstreckt sich bei Insekten z. B. oft über mehrere Jahre; die durch die Wintertemperatur bewirkten Ruhezustände unterbrechen das aktive Leben bei der großen Mehrzahl der Tiere und verlängern dabei wohl auch die Lebensdauer des Individuums: der Maikäfer (*Melolontha vulgaris*) z. B. hat südlich der Mainlinie eine dreijährige Generation, in Norddeutschland eine vierjährige, in dem rauhen Ostpreußen sogar eine fünfjährige[11]. Ganz anders in den Tropen. Dort wird in günstigen Gegenden die Entwicklung gar nicht oder nur für kurze Zeit unterbrochen. Generation folgt auf Generation; die hohe Temperatur beschleunigt die Entwicklungsvorgänge bei den Pökilothermen; die Fortpflanzung ist auch bei Vögeln und Säugern oft nicht an bestimmte Jahreszeiten gebunden. Hier pulsiert das Leben in viel schnelleren Schlägen, und wenn auch der Tod, etwa bei einem Insekt, dessen Leben mit der Eiablage abschließt, früher kommt, so machen doch die

fertigen Tiere nur Platz für die Nachkommen, die ihnen schnell folgen, und „der Tod ist das Mittel, um viel Leben zu haben".

Literatur.

1) F. Ratzel, Der Lebensraum. Tübingen 1901. — 2) Zur Orientierung: H. Gams, Vierteljahrsschr. Natf.Ges. Zürich 43, S. 293—493. — 3) *Möbius, Auster. F. Dahl, Z. Anz. 33, S. 349—353. A. Thienemann, Natw. Wschr. N. F. 17, S. 282 u. 297. — 4) E. Schmid, Natw. Wschr. N. F. 21, S. 518—523. — 5) Die Großmächte der Erde. 3. Aufl. Leipzig 1914, S. 9. — 6) F. Doflein in *Hesse u. Doflein, Tierbau Tierleben 2, S. 20. — 7) A. Seitz, ZJb. Syst. 5, S. 301. — 8) *Möbius, Auster, S. 83. — 9) *Michaelsen, Geogr. Verbreitung, S. 5f. — 10) E. Ehrenbaum, Seemuscheln als Nahrungsmittel, S. 2. — 11) *Judeich u. Nitsche, Forstinsektenkunde 1, S. 298.

B. Die Verbreitung der Meerestiere.

Einleitung.

Das Meer stellt den größten Lebenskreis dar, den wir kennen; es bietet das gewaltigste Wohngebiet für Lebewesen. Wenn die gesamte Oberfläche der Erdkugel auf etwa 510 Millionen km^2 berechnet wird, so kommen davon 361 Millionen auf das Meer und nur 149 Millionen auf das feste Land; also mehr als zwei Drittel der Erdoberfläche wird vom Meer eingenommen. Wenn man sich den Boden des Meeres derart eingeebnet denkt, daß es überall die gleiche Tiefe hätte, so würde es 3795 m tief sein; daraus berechnet sich das Volumen der Wassermasse, die die Meeresbecken erfüllt, auf 1370 Millionen km^3.

Diese gewaltige Wassermasse bildet ein einheitliches, zusammenhängendes Lebensgebiet. Zwar zerfällt das Weltmeer in zwei Hauptabschnitte: einerseits den Atlantik zusammen mit dem Nordpolarmeer, andererseits den Pazifik und Indik zusammengenommen; aber auch diese Abschnitte sind nur unvollkommen getrennt und hängen im Süden durch weit offene Verbindungen, im Norden wenigstens durch die Lücke zwischen dem westlichen Nordamerika und dem östlichen Nordasien, das Beringsmeer zusammen. Eine Anzahl kleiner Meeresabschnitte sind zwar als Nebenmeere im wesentlichen selbständig, stehen aber immerhin durch Meerengen mit den Hauptmeeren in offener Verbindung, wie Mittelmeer, Rotes Meer, Ostsee u. a. Völlig gesonderte meerartige Wasserbecken, wie Kaspi- und Aralsee, sind verschwindend klein dem Weltmeer gegenüber. Eine Trennung in größere, völlig gesonderte Abschnitte, wie beim Land, ist also beim Meer nicht vorhanden.

Dieser mächtige Wasserraum ist nun durch alle Tiefen von Lebewesen bewohnt. Er steht dadurch im Gegensatz zu dem Luftraum, dessen Bewohner ständig oder doch für den größten Teil ihres Daseins an den Boden gebunden sind. Die Atmosphäre ist keine Wohnstätte, sondern nur ein Verkehrsweg; ihre geringe Dichte macht es unmöglich, daß Lebewesen oder ihre Entwicklungszustände dauernd in ihr schweben. Daher sind die Lufttiere flächenhaft verbreitet und auf die Erdoberfläche beschränkt. Im Wasserraum aber kommen Lebewesen in vielen Schichten übereinander in allen Entwicklungszuständen dauernd schwebend vor; zwar sind diese Schichten ungleich dicht bevölkert, die oberflächlichsten im allgemeinen am dichtesten, die tieferen spärlicher, ja zum Teil sehr spärlich; aber noch aus gewaltigen Tiefen hat man

lebende Tiere heraufgeholt. Wenn man also die Wohnräume vergleichen will, so steht der gesamten Masse des Weltmeers nur die Oberfläche des Landes gegenüber. Auch gibt es im Meere keine weiten Gebiete, die immer oder doch zeitweise ganz ohne Leben sind wie die Eiswüsten der Pole und die Hochgebirgsgipfel. All das erhöht noch die überragende Ausdehnung des Lebenskreises im Wasser gegenüber dem in der Luft.

Trotz des viel weiteren Wohngebiets aber ist die Artenzahl der Meeresbewohner viel geringer als die der Luftbewohner. Wenn wir die Zusammenstellung von Möbius[1]) aus dem Jahre 1898 — eine neuere ist mir nicht bekannt — zugrunde legen, so sind von 412000 Arten Metazoen 327000 Arten Lufttiere und 85000 Arten Wassertiere (mit Einrechnung der Süßwassertiere); also nur etwa ein Fünftel aller Tierarten lebt im Wasser. Daraus ist zu entnehmen, daß die Umbildung der Arten im Meer weniger leicht vor sich geht. Das hat seinen Grund in der großen Gleichartigkeit der Bedingungen und in der viel geringeren Ausbildung von Schranken (vgl. S. 75). Die Isolierung einer Formengruppe, die ja für die Umbildung zu neuen Arten so förderlich ist, wird durch den Zusammenhang aller Meeresteile erschwert; am Lande ist sie viel leichter. Am leichtesten tritt sie noch ein bei festsitzenden Tieren; tüchtige Schwimmer dagegen sind oft durch alle Meere verbreitet.

Trotz der so viel geringeren Anzahl der Arten in dem viel größeren Wohnraum zeigt die Tierwelt des Meeres einen viel größeren Formenreichtum als die der Binnengewässer und der Luft; die Mannigfaltigkeit der Baupläne und Erscheinungsformen ist unter den Meerestieren weit größer als unter den Luftbewohnern. Nur 2 von 36 Tierklassen fehlen im Meere ganz, die Tausendfüßer und die Amphibien. Viele Tierklassen sind völlig oder doch fast ganz auf das Meer beschränkt. So gibt es unter den Protozoen die Radiolarien nur im Meer; die Nesseltiere (Cnidaria) und Schwämme (Porifera) haben nur ganz wenige Formen im Süßwasser, in der überwiegenden Mehrzahl sind sie marin; ebenso sind mit verschwindend wenigen Ausnahmen die Schnurwürmer (Nemertinen) und die polychäten Ringelwürmer Meeresbewohner. Ausschließlich im Meere finden sich die Echiuriden und Sipunculiden, die Phoronoiden, Brachiopoden, Enteropneusten und Chaetognathen, unter den Mollusken die Amphineuren und die Tintenfische (Cephalopoden) und schließlich die Acranier (Amphioxus) und die Manteltiere (Tunicaten). Wenn aber ein Tierkreis Angehörige auch im Süßwasser und in der Luft hat, so sind sie hier gleichförmiger und eintöniger als ihre Verwandten im Meere, z. B. die Mollusken, die in der Luft nur die Pulmonaten und einen Teil der Prosobranchier aufzuweisen haben gegenüber den mannigfachen marinen Klassen, oder die Arthropoden, unter denen die Krebsformen im Wechsel ihrer Organisation viel bunter sind als Tausendfüßer, Insekten und Spinnentiere (Arachnoideen). Eine Ausnahme machen nur die Wirbeltiere, deren luftbewohnende Vertreter viel mannigfacher gestaltet sind als die marinen und mit vier Klassen (Amphibien, Reptilien, Vögel, Säuger) der einen marinen Klasse der Fische (mit Einschluß der Cyclostomen) gegenüberstehen.

Die Erklärung dafür liegt darin, daß das Tierleben des Meeres so viel älter ist als das der Binnengewässer und der Luft. Schon in den ältesten versteinerungsführenden Ablagerungen des Paläozoikums finden sich alle Tierstämme der Wirbellosen durch meerbewohnende Formen vertreten. Die Luftbewohner treten von da ab erst allmählich auf — freilich mögen Reste luftbewohnender Tiere in den ältesten Ablagerungen bisher nur nicht gefunden oder aus jenen Zeiten nicht erhalten sein. Jedenfalls können wir für die Wirbeltiere feststellen, daß unter ihnen auch die Meeresbewohner, die Fische, erst im jüngsten Kambrium oder Untersilur vorkommen; die ersten luftbewohnenden Wirbeltiere, die Amphibien, treten im Perm auf, also noch in paläozoischen Schichten. In diesem Tierstamm ist also die Geschichte der Wasserbewohner nicht so viel älter als die der Luftbewohner, und die letzteren konnten sich, bei den viel mannigfaltigeren Lebensverhältnissen im Luftleben, rascher differenzieren.

Das Meer ist die Wiege des Lebens. Im Meere sind alle tierischen Baupläne vertreten, in der Luft nur wenige; im Meere kommen gerade die primitiveren Formen vor, die Lufttiere zeigen abgeleitetere Bauverhältnisse. Das findet alles seine einfachste Erklärung darin, daß im Meere die Urheimat der Lebewesen zu suchen sei. Als wichtige Bestätigung für diese Annahme kommt noch hinzu, daß das innere Medium, der Körpersaft bei den Meerestieren (mit alleiniger Ausnahme der höchstentwickelten und jüngsten Formen, der Knochenfische) mit dem Meerwasser isotonisch ist, d. h. keine osmotischen Strömungen zwischen Körpersaft und Meerwasser auftreten, die geeignet wären, den Körpersaft in seiner Zusammensetzung zu verändern. Süßwasserbewohner dagegen bedürfen bestimmter Einrichtungen, um den Salzgehalt ihres inneren Mediums vor der Verdünnung durch eindiffundierendes Wasser zu bewahren; Lufttiere andererseits müssen das innere Medium vor Steigerung der Konzentration, vor Eindickung infolge von Wasserverlust schützen (vgl. Kap. IV). Sicher sehen wir bei den Meeresbewohnern ursprüngliche Verhältnisse, bei Süßwasser- und Lufttieren dagegen Neuerwerbungen, „Anpassungserscheinungen" vor uns. Das Meerwasser ist das angemessene Medium für die lebende Substanz.

X. Die physikalischen Verhältnisse des Meeres in ihrem Einfluß auf die tierischen Bewohner.

Die Meerestiere sind in Bau und Lebensäußerungen nach vielen Seiten beeinflußt durch die Beschaffenheit des umgebenden Mediums, und zwar sowohl durch seine physikalischen wie durch die chemischen Eigenschaften. Teils unter der direkten Einwirkung dieser Verhältnisse, teils in Anpassung an sie auf dem Wege der Auslese kommen bei Tieren gleichartigen Vorkommens nicht selten gleiche Umbildungen zustande, die gleichsam Ortszeichen darstellen und zur Kennzeichnung bestimmter Lebensbezirke von Bedeutung sein können. Diese Be-

dingungen des Mediums gehen uns hier nur so weit an, als sie von Wert für die Umbildung der Tierwelt sind. Die Bedeutung der Einzelmomente nach dieser Richtung ist sehr ungleich, und dementsprechend wird auch die Besprechung mehr oder weniger ausführlich sein. Im folgenden sollen zunächst die physikalischen Verhältnisse des Meeres betrachtet werden.

Von wesentlichem Einfluß auf die gesamte Statik der Lebewesen im Meere ist die Dichte des Meerwassers. Die lebende Substanz ist nur wenig schwerer als das Meerwasser; sie besitzt ein geringes Übergewicht, das sie im Wasser zu Boden sinken läßt. Viele Meerestiere aber vermögen durch verschiedenartige Einrichtungen dieses Übergewicht auszugleichen und im Wasser zu schwimmen oder zu schweben; die besonderen Anpassungen an die Bewegung im freien Wasser werden uns bei der Besprechung der pelagischen Tierwelt (Kap. XIII) beschäftigen, da sie zu vielerlei konvergenten Umbildungen führen, die die Tiere dieses Lebensbezirks kennzeichnen. Weiterhin wird durch die große Dichte des Meerwassers bewirkt, daß der Tierkörper durch das Wasser in der Hauptsache getragen wird und daher nur geringer Stützeinrichtungen bedarf; es wird also durch die Notwendigkeit, den Körper zu festigen, den Meerestieren keinerlei Beschränkung auferlegt, wie das bei Lufttieren der Fall ist, und damit wird ihre ungeheure Vielgestaltigkeit ermöglicht.

Der Wasserdruck erreicht bei der großen Tiefe des Meeres stellenweise ganz außerordentlich hohe Werte und ist, im Vergleich mit dem Luftdruck in der Atmosphäre, ungeheuer verschieden an verschiedenen Lebensstätten. Eine Säule von 10,07 m Meerwasser von mittlerer Dichte übt einen Druck von 1 Atmosphäre aus, so daß an der Stelle der größten jetzt bekannten Tiefe von 9750 m, nördlich der Tonga-Inseln, am Boden ein Druck von 962 Atmosphären oder 731 m Quecksilber herrscht. Früher glaubte man, daß unter so ungeheurem Druck alle Lebewesen zerquetscht werden müßten und folgerte daraus, daß größere Tiefen azoisch seien, eine Annahme, die sich durch Edw. Forbes' Untersuchungen im Ägäischen Meer (1843) zu bestätigen schien. Aber Funde von lebenden Tieren aus mehr als 2000 m Tiefe wurden allmählich häufiger, und wenn auch aus den größten bisher geloteten Tiefen Tiere noch nicht heraufgebracht wurden — was seinen Grund in der außerordentlichen Schwierigkeit von Dredschzügen in solchen Tiefen hat —, so sind doch solche aus Tiefen zwischen 6000 und 7000 m bekannt. Wenn tierisches Leben dort nicht reichlich ist, so liegt das an der Spärlichkeit der Nahrung, nicht an dem lastenden Druck. Denn wenn auch diese Tiere unter einem Druck von 600 Atmosphären stehen, so herrscht dieser auch in ihrem Innern, in den Körperflüssigkeiten, so daß ein Zerquetschtwerden nicht in Betracht kommt.

Man macht bei Tiefenfängen die Erfahrung, daß die aus großen Tiefen heraufkommenden Tiere fast alle tot sind, mindestens aber sehr matt. Doch scheint daran weniger die schnelle Abnahme des Drucks schuld zu sein, als der große Temperaturunterschied zwischen Tiefe und Oberfläche. Wenigstens bleiben bei Tiefenfängen (1650 m) im

Mittelländischen Meer, wo abweichend vom Weltmeer von etwa 150 m Tiefe bis zum Boden eine gleichmäßige Temperatur von 12,9° herrscht (vgl. S. 161), die Tiefentiere bei vollem Leben[2]). Starker Wechsel des Druckes innerhalb kurzer Zeit ist bei vielen Tieren des offenen Meeres etwas Alltägliches. Viele Planktontiere und pelagische Fische, die sich tagsüber in Tiefen von 400 m und mehr aufhalten, steigen bei Nacht in senkrechter Richtung auf, oft bis in oberflächliches Wasser, um bei Tagesanbruch wieder in die Tiefe zu sinken; sie werden durch den Wechsel des Druckes um das 30—40fache nicht beeinträchtigt, ganz im Gegensatz zu den Lufttieren, bei denen eine Verminderung des Luftdrucks auf die Hälfte schwerste Schädigungen hervorruft.

Auch die Annahme, daß im Tiefenwasser, entsprechend dem bedeutenden Druck, größere Mengen Gas gelöst seien und dadurch veränderte Bedingungen für das Tierleben geschaffen würden, trifft nicht zu. Die mit Tiefenwasser gefüllten Stahlzylinder werden nicht, worauf man gefaßt war, beim Nachlassen des umgebenden Drucks durch die Ausdehnung des Gases explosionsartig gesprengt. Wohl aber wird bei Knochenfischen ohne Luftgang der Schwimmblase bei schnellem Heraufholen aus größerer Tiefe die Schwimmblase gewaltsam gedehnt durch die Ausdehnung des darin enthaltenen, vorher vom hohen Wasserdruck zusammengepreßten Gases; sie tritt dabei unter Vorpressen der Eingeweide aus dem Maul heraus oder platzt gar und sprengt damit den ganzen Fisch auseinander. Solche Fische sind dann wahrscheinlich nur zu langsamen Veränderungen des Niveaus, in dem sie sich aufhalten, fähig.

Aber von diesen abgesehen spielt der Faktor Druck keine irgendwie bedeutende Rolle im Leben der Meerestiere und erschwert in keiner Weise die Belebung der großen Tiefen. Daher haben manche Tierarten eine große vertikale Verbreitung. Unter 20 Ringelwürmern, die über 1800 m tief hinabsteigen, kommen 12 auch innerhalb der 200 m-Linie vor[3]). Eine ganze Anzahl Muscheln und manche Schnecken finden sich von der Oberfläche bis zu Tiefen von 2000, ja 4000 m; so die Muscheln *Modiolaria discors* von 0—3250 m und *Scrobicularia longicallus* von 35—4400 m, oder die Schnecke *Natica groenlandica* von 35—2350 m[4]). Solche Tiere werden als eurybath bezeichnet; stenobath heißen dagegen solche, die an bestimmte enge Tiefenstufen gebunden sind. Stenobathe Flachwasserformen sind z. B. unter den Mollusken die Napfschnecken (*Patella*), Purpurschnecken (*Purpura*), Meerohren (*Haliotis*), Mießmuscheln (*Mytilus*), unter den Würmern der Sandpier (*Arenicola*), ebenso die Riffkorallen (Madreporarien); stenobathe Tiefenformen sind unter den Schnecken *Pleurotoma*, unter den Muscheln z. B. *Limopsis*, unter den Selachiern die Seekatze (*Chimaera*). Doch dürften dabei die Druckverhältnisse kaum mitbestimmend sein, sondern wohl in erster Linie die Temperatur, dann auch Konkurrenz und schließlich andere, noch unbekannte Ursachen.

Die innere Reibung (Viskosität) des Meerwassers, ihre Veränderungen durch Änderung der Temperatur und des Salzgehalts und ihr Einfluß auf das Schweben der Lebewesen im Wasser wird

bei der Besprechung der pelagischen Tierwelt (Kap. XIII) erörtert werden.

Von größter Bedeutung für die Verbreitung und Beschaffenheit der Tierbevölkerung des Meeres sind die Bewegungen des Meerwassers in jeder Form, sowohl die Wellen, die vom Winde hervorgerufen werden und sich als Brandung am Ufer brechen, als auch die periodischen, kosmisch bedingten Gezeitenströme und schließlich die mehr oder minder beständigen Meeresströmungen, die dem Unterschied in der Dichte des Meerwassers in verschiedenen Breiten und der Wirkung konstanter Winde ihr Dasein verdanken. Die Einflüsse dieser Wasserbewegungen auf die Tiere sind teils unmittelbare, teils mittelbare.

Die Stoßkraft der Brandung kann hohe Werte erreichen; Techniker berechnen für die Nordsee im Mittel 15 Tonnen auf 1 m^2, das wäre 1,5 kg auf 1 cm^2. Daher sind Tiere im bewegten Wasser felsiger Küsten sehr gefährdet: sie können durch den Anprall der Wogen zertrümmert oder von ihrer Unterlage losgerissen und an die Felsen geschleudert werden. Bewohner der Felsenküsten innerhalb des Brandungsgürtels müssen daher feste Gehäuse haben und durch Hafteinrichtungen verschiedener Art gesichert sein; sie sind dem Untergrund aufgewachsen wie Seepocken (*Balanus*), oder saugen sich mit einer muskelstarken Haftsohle an wie zahlreiche Schnecken (*Chiton, Patella, Haliotis*), oder verankern sich mit Hilfe von Drüsensekreten, wie Byssusfäden bei den Muscheln (z. B. *Mytilus*). Die Schalen der Napfschnecke (*Patella*) sind an exponierten Stellen niedriger, schmaler, dicker und im Umriß unregelmäßiger als solche an geschützten Stellen[5]; die Mießmuschel der Kieler Bucht bildet in der Strandregion dickere Schalen als an tieferen Stellen, und eine *Mytilus*-Schale von der Westküste Englands, die der Brandung ausgesetzt ist, wiegt 58 g im Vergleich zu 26,5 g bei einer gleich großen Schale aus der Kieler Bucht[6]. Manche Arten Seeigel bohren an Felsenküsten mit starker Brandung Höhlen in den Felsen ein zum Schutz gegen den Wogenanprall, während in ruhigen Meeren, z. B. im mittelländischen Meere, dieselben Arten (z. B. *Strongylocentrotus*) das nicht tun[7]. Korallen neigen im bewegten Wasser dazu, eine gerundete oder abgeflachte Masse von dichtem Aufbau zu bilden, und die Einzelkelche drücken sich der Oberfläche dicht an; im ruhigen Wasser dagegen sind die Stöcke leicht verkalkt und zart verästelt[8]. Die zarteren Alcyonien (*Spongodes*) dagegen sind in geringer Tiefe, wo das Wasser bei Ebbe dem Wellenschlag noch zugänglich ist, elastisch und wogen hin und her wie Kornfelder im Wind; in größeren Tiefen, wo das Wasser ruhig ist, haben sie starre Skelette[9]. Der Hydroidpolyp *Bougainvillia ramosa* zeigt in tieferem Wasser eine zierliche, schlanke Verästelung; im bewegten Wasser werden die Stöckchen stämmiger und wurden früher als besondere Art, *B. fruticosa*, aufgefaßt; Hallez[10] gelang es, diese Form in jene überzuführen. Ähnliche Umbildungen sind bei *Campanularia integra*, *Sertularella tricuspidata* u. a. durch A. Birula[11] nachgewiesen worden.

Die Strömungen, die im Gegensatz zu den Wellen nicht pendelnde sondern fortschreitende Bewegungen des Wassers darstellen, sind für die Verbreitung der Meerestiere von größter Wichtigkeit. Durch Strömungen werden z. B. im Frühjahr Leitformen des Kaltwasserplanktons, wie die Appendicularien *Oikopleura labradoriensis* und *Frittilaria borealis*, aus dem arktischen Meer in die Nordsee und umgekehrt im Sommer Warmwasserformen, wie die Siphonophore *Physophora hydrostatica*, bis zu den Lofoten nordwärts verschleppt. Auch die freischwebenden Larven vieler festsitzender oder langsam beweglicher Tiere, wie der Nesseltiere und Stachelhäuter, denen ihre geringe Eigengeschwindigkeit die Zurücklegung größerer Strecken nicht gestatten würde, werden durch Strömungen weit fortgetragen. So stammt die Gorgonidenfauna der Bermudas-Inseln fast ausschließlich von Westindien, von wo der Floridastrom die Larven mitbringt[12]). Auch gelegentliche, durch Wind von anhaltend gleicher Richtung hervorgerufene Verschiebungen des Oberflächenwassers treiben Tiere in bestimmter Richtung fort. Im Golf von Neapel z. B. ist die Oberflächenfauna nach Scirocco besonders reich, nach länger dauerndem Nordwind dagegen, der das oberflächliche Wasser aus dem Golf heraustreibt, ist sie auffallend arm, und in den Flußmündungen am Südufer der Ostsee wird die Ohrenqualle (*Aurelia aurita*) Sommers zuweilen in ungeheuren Massen zusammengeweht.

Mittelbar sind die Wasserbewegungen von außerordentlicher Bedeutung für die Meerestierwelt. Sie bewirken zunächst einmal eine allgemeine Durchmischung des Wassers und bilden die Ursache dafür, daß die chemische Zusammensetzung des Meerwassers nur so verhältnismäßig geringe Unterschiede zeigt. Die Bewegungen der Wasseroberfläche befördern außerdem die Aufnahme von Sauerstoff aus der Luft durch Vergrößerung der aufnehmenden Oberfläche, besonders beim Zerstäuben des Wassers, wie es auf den Wellenköpfen und vor allem in der Brandung stattfindet. Die Wasserbewegungen sind aber nicht bloß oberflächlich, sondern gehen in ziemlich bedeutende Tiefen. Im offenen Meere macht sich die Wellenbewegung bis in mehrere 100 m Tiefe bemerkbar, an der Küste weniger tief; so geht sie an der algerischen Küste nicht über 40 m hinab. Die Gezeitenströme scheinen an manchen Stellen in große Tiefen zu reichen: bei den Canarischen Inseln fand man ein Telegraphenkabel in 1800 bis 2000 m ganz frei von Globigerinenschlamm, an einer Stelle an der Südküste von Irland bei 1800 m die Oberfläche der dort liegenden Steine ganz unbedeckt, während sich sonst in 10 Jahren mindestens 25 mm Schlamm auflagert.

Den Wasserverschiebungen an der Oberfläche muß ein Ausgleichsstrom in der Tiefe entsprechen. An den Leeküsten im Rücken der Passate wird das warme Oberflächenwasser beständig fortgeweht, gegen die Luvküsten getrieben und dort angestaut; dafür steigt an den Leeküsten, besonders in Buchten, kaltes Tiefenwasser auf. Die wärmeliebenden Riffkorallen gedeihen daher vor allem an den tropischen Ostküsten der Festländer, meiden aber die West-(Luv-)Küsten mit ihren 15°, ja nur 14° messenden aufsteigenden Tiefenwasser. In der Kieler Föhrde, die

nach Osten offen ist, wird durch andauernde starke Westwinde das Oberflächenwasser hinausgeweht, und das aufsteigende Bodenwasser macht sich außer durch tiefere Temperatur auch durch höheren Salzgehalt bemerklich, der in der Ostsee (vgl. Kap. XV Schluß) überall gegen den Boden zunimmt. Das kalte und daher schwerere Wasser der Polarmeere drückt in die Tiefe und strömt am Meeresboden langsam gegen den Äquator ab, während dafür oberflächliche Ströme wärmeres Wasser vom Äquator polwärts führen.

Für die Durchmischung des Wassers sind die senkrecht auf- und absteigenden Strömungen von besonderer Wichtigkeit. Sie sind an manchen Stellen mit Sicherheit beobachtet. So wird im Golf von Neapel die schwere Dredsche an manchen Stellen durch solche Strömungen gehoben und streckenweise getragen[13]). Berühmt sind die auf- und absteigenden Strömungen und Strudel der Straße von Messina, die dort so mancherlei Tiefengetier an die Oberfläche schaffen; so sammelte Mazzarelli[14]) am Gestade des Faro 43 Arten von Tiefenfischen. Diese Strömungen sollen dadurch entstehen, daß die Gezeitenphasen des Ionischen und Tyrrhenischen Meeres entgegengesetzt sind und sich in der Straße von Messina treffen. Die sog. Kältezunge im Südäquatorialstrom nördlich von Ascension wird als Produkt aufsteigenden Tiefenwassers betrachtet. Absteigende Strömungen scheinen im Gebiete des Sargassomeers vorhanden zu sein. Die Wichtigkeit solcher Strömungen für den Stoffwechsel im Meere werden wir noch zu besprechen haben.

Geschwindigkeit und Richtung all dieser Strömungen sind beständigen Schwankungen ausgesetzt, zum Teil auch infolge einer Art Pulsation, der die Strömungen unterworfen sind und deren Natur und Ursprung noch unbekannt ist. Das Zusammenwirken verschiedener Kräfte bewirkt ein überaus buntes Bild: „das Meer in Bewegung ist ein weit verwickelteres Ding als bisher vermutet worden ist“[15]).

Die größte Bedeutung für die Tierverbreitung im Meere kommt den Temperaturverhältnissen des Wassers zu. Die Temperatur des Meerwassers wechselt, nicht nur örtlich, sondern auch zeitlich, in verschiedenem Umfang. Sie kann in polaren Meeren unter den Nullpunkt sinken und in Tropenmeeren bis auf 30° und selbst höher steigen (32° Sommertemperatur des Oberflächenwassers im Roten Meere). Die örtlichen Verschiedenheiten der Temperatur sind von Bedeutung als Verbreitungsschranken und als Anstoß für die Variation der Lebewesen. Die zeitlichen Schwankungen der Temperatur sind nach Gegenden wechselnd. Vergleichsweise gleichmäßig ist die Temperatur des Meeres in den Polargebieten und in den Tropen; dort herrscht beständig niedrige, hier beständig hohe Temperatur. Dagegen ist der zeitliche Wechsel groß in den gemäßigten Gürteln. Die jährliche Temperaturschwankung ist auf 3 Viertel der Meeresoberfläche weniger als 5°, auf 1 Viertel davon (besonders im Tropengürtel) weniger als 2°. Am größten sind die zeitlichen Temperaturschwankungen an solchen Stellen, wo warme und kalte Strömungen sich begegnen und abwechselnd die eine oder die andere überwiegt. Groß sind die Schwankungen der Temperatur

auch in den Nebenmeeren höherer Breiten; im nördlichen Mittelmeer beträgt die jährliche Schwankung bis 14°, in der Ostsee bis 17°, in den inneren Teilen des Gelben Meeres bis 27°. Solche jahreszeitliche Schwankungen betreffen nur die oberflächlichen Wasserschichten und hören in Tiefen von 200 m auf. Dabei ist in Küstengebieten sowohl die Erwärmung wie die Abkühlung stärker als im offenen Meere, und auch in flachen Meeren, z. B. der Ostsee, ist die Temperaturamplitude groß (Kurve Abb. 12).

Die Eigenschaft des Wassers, mit sinkender Temperatur dichter zu werden bis zu einem Höchstbetrag bei + 4° und bei weiterem Sinken sich wieder zu erleichtern, hat eine Wärmeschichtung zur Folge. Das schwere kalte Polarwasser sinkt zu Boden und breitet sich dort allmählich gegen den Äquator zu aus; das leichtere erwärmte Wasser der Tropen fließt nach den Polen zu ab. Die strahlende Wärme der Sonne dringt nicht tief in die Wassermasse ein, und die wirksame



Abb. 12. Die Kurven zeigen die Schwankung der Oberflächentemperaturen im freien Ozean (———) an der Westküste Schottlands und im seichten Nebenmeer (··········) der Ostsee. Nach Meyer und Möbius.

Verbreitung der Wärme in die Tiefe geschieht in der Hauptsache durch Wasserbewegungen. Die Temperaturabnahme des Meerwassers nach der Tiefe beträgt im Mittel für das ganze Weltmeer nach Murray and Hjort[16])

100 Faden	=	183 m	15,95°	800 Faden	=	1463 m	2,95°
200 „		366 „	10,05	900 „		1646 „	2,67
300 „		549 „	7,05	1000 „		1829 „	2,50
400 „		732 „	5,44	1100 „		2012 „	2,28
500 „		914 „	4,50	1200 „		2195 „	2,11
600 „		1097 „	3,89	1500 „		2743 „	1,83
700 „		1280 „	3,39	2200 „		4023 „	1,78

Besondere Verhältnisse finden sich in den Nebenmeeren, die mit dem Weltmeer nur durch eine mehr oder minder flache Wasserstraße in Verbindung stehen, z. B. im Mittelmeer, dem Roten Meer, der Sulu-See (westlich von den Philippinen), dem Karaibischen Meer und dem

Golf von Mexiko. Am besten untersucht ist in dieser Beziehung das Mittelländische Meer. Die Straße von Gibraltar hat eine größte Tiefe von ungefähr 400 m. Da durch starke Verdunstung bei verhältnismäßig geringem Zustrom das Wasser des Mittelmeers einen höheren Salzgehalt und daher eine größere Dichte hat als das des Atlantik, so geht von hier eine oberflächliche Strömung in das Mittelmeer hinein und von diesem eine tiefere Strömung hinaus in das Weltmeer. Wasser des Weltmeers strömt also nicht durch die ganze Tiefe der Gibraltarstraße, sondern nur durch deren obere Schichten; der Ausstrom ist durch die Wände der Straße mehr eingeengt und daher in vertikaler Richtung höher als der Einstrom. So hat das tiefere Wasser des Mittelmeers eine der tiefsten Schicht des Einstroms entsprechende Temperatur von gegen 12,9°; kälteres Wasser kommt nicht in das Meer herein; daher herrscht dort von etwa 160 m abwärts bis zu den tiefsten Stellen (3968 m) eine gleichmäßige Temperatur von 12,89° (Abb. 13)[17]. In

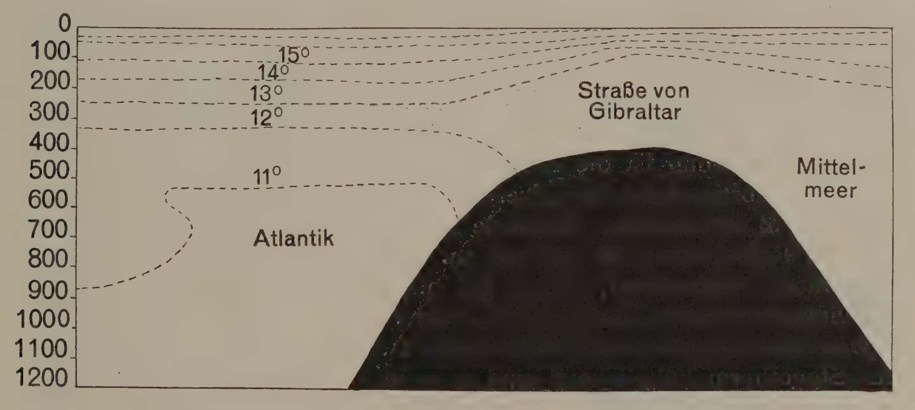


Abb. 13. Schnitt von W nach O durch das Meer an der Gibraltarschwelle, mit den Isothermen des Meerwassers; links die Tiefen in Metern. Nach Murray und Hjort.

der Sulu-See ist von etwa 750 m abwärts die Wassertemperatur 10,5°. In ähnlicher Weise fand A. Agassiz[18]) im Karaibischen Meer und im Golf von Mexiko von 1100—1200 m abwärts eine gleichmäßige Temperatur von 4,17°; hier liegt die Schwelle zwischen Kuba und S. Domingo, die dem kalten Bodenwasser des Atlantik den Zutritt wehrt, in etwa 1300 m Tiefe.

Die Wärmeabstufung des Meerwassers schreitet nicht in gleichen Abständen nach der Tiefe zu gleichmäßig fort; vielmehr nehmen in einer bestimmten Tiefe die Temperatursprünge einen Betrag an, der wesentlich höher ist als in den darüber und darunterliegenden Stufen, und zwar auf 25 m mehr als 2°. Diese Stufe wird als Sprungschicht oder Thermokline bezeichnet; sie findet sich in allen warmen Meeren und liegt im Mittel zwischen 50 und 150 m Tiefe. Ihre Entstehung[19]) erklärt sich so, daß durch Verdunstung die obersten Wasserteilchen salzhaltiger und dadurch schwerer werden und in die Tiefe sinken, ihre Wärme mitnehmend, bis sie an einer Wasserschicht Halt machen, deren Dichte infolge niederer Temperatur der ihrigen gleich ist. Die Sprung-

schicht bildet oft eine Grenze zwischen zwei verschiedenen Welten von Organismen.

Die Temperaturverhältnisse des Wassers sind für die Meerestiere von allergrößter Bedeutung. Eine niedere Temperatur des Meerwassers hat sich ja erst im Verlauf der Erdentwicklung eingestellt, und die Anfänge der Tierwelt gehen auf die Zeiten zurück, wo zunächst an den Polen eine für Lebewesen erträgliche Temperatur eingetreten war. Man kennt Reste von Tropenvegetation aus grönländischen Ablagerungen, und versteinerte Korallenriffe in hohen Breiten (Kanada) weisen auf Zeiten hin, wo im Polarmeer eine Wärme von über 20° herrschte. Im Laufe der Zeiten sind erst mit fortschreitender Abkühlung der Erde die niederen Temperaturen als neue Erscheinung aufgetreten und die Tiere mußten sich ihnen anpassen oder zugrunde gehn[20]. Besonders ungünstige Bedingungen aber für die tierischen Bewohner bieten stark schwankende Wassertemperaturen. Die Stärke der Auslese, die mit zunehmender Abkühlung eingesetzt hat, läßt sich noch erkennen in der Zahl der Arten, die unter den verschiedenen Temperaturverhältnissen existieren: die größte Lebensfülle in bezug auf die Artenzahl bieten die warmen Meere der Tropen, dagegen sind die kalten Meere viel artenärmer, und in den Meeresteilen mit besonders starker Temperaturschwankung ist die Artenzahl noch beschränkter.

Die Abstimmung der Meerestiere gegenüber der Temperatur ist naturgemäß verschieden. Beispiele stenotherm wärmeliebender Formen sind die Riffkorallen, die nur bis zur Isotherme von 20° Oberflächentemperatur vorkommen, ferner im allgemeinen die Salpen und die Schwimmschnecken (Heteropoden), oder von Einzeltieren das Krebschen *Copilia mirabilis*, das an Temperaturen zwischen 23 und 29° gebunden ist. Stenotherm kälteliebend sind u. a. im allgemeinen die Flohkrebse (Amphipoden), die daher in kalten Meeren ihr Hauptgedeihen finden, von Einzelformen *Salpa magalhanica* oder die Appendicularie *Frittilaria borealis* und viele andere. Erytherm sind z. B. die Auster (*Ostrea edulis*), die auf den Holsteinschen Austernbänken Temperaturen von — 2 bis + 20° ohne Schaden erträgt, oder Seepocken wie *Balanus balanoides*, die nahe der Flutgrenze am Felsen angewachsen beträchtliche Zeit Temperaturen unter dem Gefrierpunkt aushält und zu anderen Zeiten den Strahlen der Sommersonne ohne Schutz ausgesetzt ist, oder die Herzmuschel (*Cardium edule*) und der Sandpier (*Arenicola*). Eurythermie und Stenothermie sind natürlich graduell abgestuft. Auf was für körperlichen Grundlagen diese Unterschiede der Tiere beruhen, dafür sind bisher keinerlei Anhaltspunkte vorhanden.

Es ergibt sich ohne weiteres, daß für stenotherme Tiere durch größere örtliche Temperaturunterschiede im Meere eine wirksame Verbreitungsschranke gegeben ist. So hat die Meerestierwelt an der West- und Ostküste der Halbinsel Florida eine sehr verschiedene Zusammensetzung[21]; an der Westseite hat das Meer tropische Temperatur wegen des Golfstroms, der sie bespült; an der Ostküste dagegen verläuft, wenigstens bis Kap Canaveral, ein Strom kühlen Wassers, wodurch sie der Küste von Carolina ähnlich ist. Von 314 Mollusken-

arten sind nur 145 beiden Küsten gemeinsam; 58 sind der Ostküste, 111 der Westküste eigentümlich. In ähnlicher Weise bestehen Unterschiede zwischen West- und Ostküste von Spitzbergen; die Westküste wird von den Ausläufern des Golfstroms erreicht und der Charakter ihrer Fischfauna z. B. ist atlantisch; im Osten herrschen viel niedrigere Wassertemperaturen, und ihre Fischfauna trägt daher arktisch-glazialen Charakter [22]). Eine wichtige Temperaturschranke bildet die Doggerbank in der Nordsee. An ihrer Nordseite beträgt der Temperaturunterschied zwischen Oberfläche und Tiefe 7,7°, an der Südseite nur 0,8°, weil das kalte Wasser des Nordens abgehalten wird; so zeigt die Tierwelt nördlich der Bank ausgesprochen borealen, südlich davon atlantischen Charakter; von 167 Arten Krebstieren z. B. auf der Nordseite fehlen 85 in der Deutschen Bucht, von 97 von der Südseite erreichen 15 nicht die nordwestliche Nordsee [23]). Schließlich sei noch auf die schroffe Temperaturschranke hingewiesen, die durch den zwischen Faröern und Hebriden aufragenden Wyville-Thomson-Rücken gebildet wird [24]). Nordöstlich von diesem Rücken herrscht in einer Tiefe von 1100 m eine Temperatur von — 0,41°; in gleicher Tiefe mißt man, kaum 1 Grad weiter südlich, jenseits des Rückens + 8,07° (Abb. 14). Daher sind hier, zu beiden Seiten dieser Erhebung des Meeresbodens, zwei ganz verschiedene Faunen unmittelbar benachbart, im NO davon arktische Formen, im SW südliche Arten, ohne sich zu mischen; von 385 Tierarten dieses Gebietes sind nur 48, d. i. 12,5 %, beiden Seiten der Schranke gemeinsam.

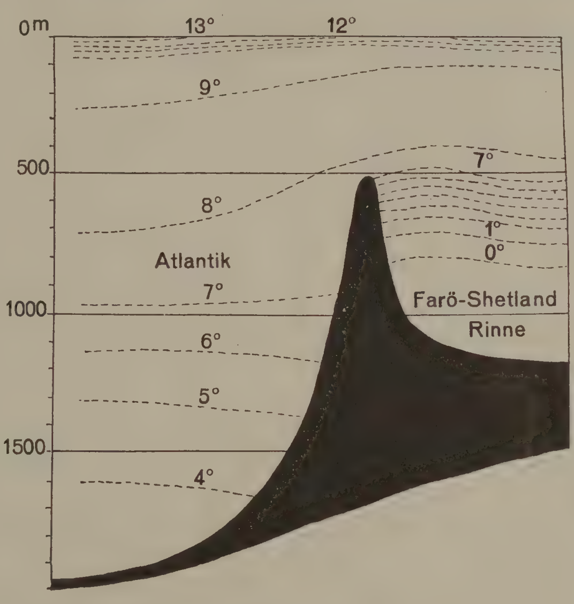


Abb. 14. Schnitt durch den Wyville-Thomson-Rücken mit Angabe der Temperatur-Schichtung.

Die Einwirkung der Wassertemperatur auf die charakteristische Ausprägung der Meeresfaunen wird aber dadurch noch bedeutender, daß unter ihrem unmittelbaren oder auslösenden Einfluß gewisse körperliche Abänderungen bei manchen Tierarten auftreten, die als gemeinsame Merkmale für Tiere gleicher Wohngebiete einen einheitlichen Zug in die Fauna bringen.

Eine eigentümliche Veränderung ist bei manchen Knochenfischen mit niederen Temperaturen verknüpft: die Vermehrung der Wirbel-

zahl[25]). Für die Stachelflosser (Acanthopterygii), die die herrschende Fischgruppe der Tropenmeere bilden, ist eine geringere Wirbelzahl der Tropenbewohner im Vergleich zu Verwandten in kälteren Gewässern geradezu gesetzmäßig. Die Mehrzahl der tropischen Stachelflosser hat konstant 24 Wirbel, z. B. die Familien der Serraniden, Spariden, Sciaeniden, Gobiiden, Mugiliden, Pomacentriden und viele andere. Bei den Scorpaeniden haben alle tropischen Gattungen 24 Wirbel (*Sebastoplus*, *Scorpaena*, *Pterois* u. a.), solche aus kühlerem Wasser von Japan, Chile, Cap (*Sebastichthys*, *Sebastodes*, *Sebastopsis*) haben 27, die einzige antarktische Gattung *Sebastes* hat 39 Wirbel. Ähnliches gilt für die Labriden und manche andere. Auch außerhalb der Reihe der Acanthopterygier kommt ähnliches vor. Besonders auffällig ist diese Erscheinung bei den Plattfischen (Pleuronectiden); die folgende Tabelle stellt Arten aus der Unterfamilie der Hippoglossinae vergleichend zusammen[26]):

Ancylopsetta quadrocellata	35	Wirbel.	Südatlantische und Golfküsten der U.S.A.
Xystreurys liolepis	37	„	Süd-Kalifornien.
Paralichthys californicus	35	„	Küste von Kalifornien, nördlich bis 38°.
„ *albiguttus*	37	„	Südatlantische u. Golfküsten der U.S.A.
„ *lethostigmus*	37	„	„ „ „ „ „ nördl. bis 41°.
„ *dentatus*	40	„	Atlantische Küste, Florida bis Cap Cod 42°.
„ *oblongus*	41	„	Küsten von Neu-England bis 45°.
Psettichthys melanostictus	40	„	Pazifische Küste, nördl. bis Sitka 57°.
Eopsetta jordani	43	„	„ „ „ „ Puget Sound 47°.
Lyopsetta exilis	45	„	Nordpazifik, ziemlich tiefes Wasser.
Hippoglossoides platessoides	45	„	Nordatlantik und Nordpazifik.
Asteresthes stomias	49	„	Beringsmeer bis San Francisco (hier tiefes Wasser).
Hippoglossus hippoglossus	50	„	Nordatlantik und Nordpazifik.

Mit Zunahme der Wirbelzahl sind die Fische der polaren Gewässer meist lang und schlank und nicht wenige nähern sich der Aalgestalt In den Tropen haben auch die meisten der schlanken Fische, die dort häufig genug sind, die geringe Wirbelzahl; aber die einzelnen Wirbel sind länger. Die Vermehrung der Wirbel mit abnehmender Temperatur ist eine konvergente Umbildung innerhalb zahlreicher Fischfamilien. Die Tropen erscheinen als das Entwicklungszentrum der Acanthopterygier, und die konstante Wirbelzahl von 24 erscheint als ererbtes Gut. Es wäre gar zu wunderbar, wenn konvergente Verminderung in so vielen Familien gerade bei der Zahl 24 Halt machte! Ist es doch auch allgemein der Übergang von höheren zu niederen Temperaturen und nicht umgekehrt, was Anpassungen erfordert und Umwandlungen hervorruft. Diese Umbildung wird durch die niedere Temperatur mindestens gefördert; wie weit ein ursächlicher Zusammenhang besteht, bedarf noch experimenteller Untersuchung.

Einen eigenartigen Einfluß hat die Temperatur des Meerwassers auf die Größe der Tiere. Es zeigt sich nämlich, daß bei Kaltwassertieren, also bei Formen der polaren Meere und der Tiefsee, nicht selten Größenausmaße auftreten, die sie vor ihren Verwandten auszeichnen. Das gilt einmal derart, daß innerhalb der gleichen Art die Stücke aus kaltem Wasser im Durchschnitt größer sind als die aus wärmeren Meeren; andererseits sind aber auch manche Arten des Kaltwassers

vor verwandten Arten oder Gattungen aus warmem Wasser durch „Riesenwuchs" ausgezeichnet. Das geht durch alle Tierklassen durch, zuweilen in sehr auffälligen Beispielen. Aber es ist durchaus nicht etwa ein ausnahmsloses Gesetz, daß Polarformen und Tiefseeformen größer seien als verwandte Tropenformen. Im Gegenteil finden sich von vielen Tiergruppen die größten Vertreter gerade in den oberflächlichen Schichten der tropischen Meere, wo die Lebensbedingungen so ungemein günstig sind, z. B. die Riesenaktinien der Korallenriffe (*Stoichactis kenti* vom australischen Barrier-Riff mit einem Scheibendurchmesser bis über 1 m), die Riesenmuschel der Südsee (*Tridacna gigas*) oder der Riesenhai (*Cetorhinus maximus*). Es sind eben mannigfache Momente, die bestimmend auf die Größenentwicklung einwirken. Immerhin sind die Beispiele für „Riesenwuchs" bei Kaltwassertieren so häufig, daß kein Zweifel daran sein kann, daß hier eine einheitliche Bedingtheit, eine gewisse Regelmäßigkeit vorliegt.

Zunächst seien solche Fälle erwähnt, wo dieselbe Art im kalten Wasser bedeutend größer wird als im warmen. Sehr häufig ist das bei Foraminiferen [27]); in den antarktischen Meeren erreichen besonders Formen mit sandigem Gehäuse auffällige Größe, aus einer ganzen Reihe verschiedener Familien z. B. (eingeklammerte Zahlen geben die Maximalgröße in mittleren Breiten) *Astrorhiza granulosa* 14,7 mm (6 mm), *Tholosina laevis* 2,1 (0,7), *Reophax cylindrica* 10 (3,6), *Trochammina conglobata* 2,1 (1,25); *Miliolina tricarinata*, die im Mittelmeer selten über 1 mm lang wird, fand Schaudinn [28]) bei Spitzbergen 5 mm lang. Der Hydroidpolyp *Tubularia larynx* wird in Norwegen riesig im Vergleich zu Stücken aus dem Golf von Guinea. Der Ringelwurm *Onuphis tubicola* [29]) erreicht im antarktischen Meere bedeutendere Größe als im Litoral des Nordatlantik, und ebenso übertrifft die nordische *Polynoe cirrata* die Stücke aus der Adria an Größe [30]). Besonders auffällig ist der „Riesenwuchs" bei Haar- und Schlangensternen (Crinoiden, Ophiuriden) im Eismeer: *Antedon eschrichtii* wird in den Straßen östlich von Spitzbergen ungeheuer groß, und *Astrophyton* erreicht einen Durchmesser von mehr als 0,5 m, die Scheibe allein einen solchen von 22 cm [28]). Viele Muscheln, Schnecken und Krebse der Arktis sind größer als die gleichen Arten in wärmeren Meeren. *Modiola barbata* des Nordens ist in den winzigen Stücken des Mittelmeers kaum wieder zu erkennen [31]). Für Schnecken hat Odhner [32]) die Größenzunahme polwärts durch genaue Messung bewiesen; einige Beispiele seien hier angeführt (die Maße gelten für die Höhe der Gehäuse):

Lepeta coeca.

Christianiafjord 59°	15,9 mm
Finnmark 70° (Golfstrom!)	14,0 „
Island 64—66°	16,0 „
Grönland 72—73°	18,5 „
Spitzbergen (Stor Fjord) 80°	18,7 „

Nassa clausa.

Skagerrak 57°	12,7 mm
Finnmark 70° (Golfstrom!)	23,0 „
Island 66°	19,0 „
Westgrönland 70°	34,0 „
Spitzbergen 78°	38,0 „

Margarita groenlandica.

Finnmark 70° (Golfstrom!)	10,0 mm
Grönland 64,5°	18,5 „
Spitzbergen 78°	18,6 „

Der Flohkrebs *Gammarus locusta*, der im Mittelmeer 20—25 mm mißt, erreicht im östlichen Grönland bis 40 mm Länge[33]; der Hummer (*Astacus homarus*) wird an der Südküste Norwegens nie so groß wie weiter nördlich[34]. Die Ascidie *Styela rustica* wird bei Spitzbergen und in der Barents-See 56 mm lang und 28 mm hoch, an der dänischen Küste nur 20 bzw. 14 mm; ähnlich *Ascidia prunum*, die bei Grönland 9 cm lang und 6,3 cm hoch wird, an der Küste des arktischen Norwegen aber nur 4—5 cm × 2,5—3,5 cm mißt[35]. Von Fischen erreicht z. B. der Stachelhai *Etmopterus spinax* in der Nordsee selten mehr als 40 cm Länge, bei Spitzbergen dagegen bis 89 cm[36], und die Fischchen *Cyclothone microdon* und *C. signata* sind bei gleicher Tiefe im südlichen Abschnitt des Atlantik wesentlich kleiner als im nördlichen[37]. Das sind nur einige Beispiele; im ganzen wird die Fauna der polaren Meere durch solchen „Riesenwuchs" geradezu gekennzeichnet.

Wenn man aber einwenden wollte, daß diese Arten Kälteformen seien und daher in warmen Meeren kümmerten, so ist dieser Einwand jedenfalls nicht möglich, wo innerhalb bestimmter Artgruppen (Gattungen, Familien, Ordnungen) gerade die Bewohner des Kaltwassers Ausmaße aufweisen, die auffällig über die Durchschnittsgröße verwandter Tiere hinausgehen. Dafür einige Beispiele:

Der antarktische Hydroidpolyp *Myriothela austro-georgiae* erreicht die in seiner Sippschaft ungewöhnliche Höhe von 30 cm[38], und in der Tiefsee von 3000—5000 m wächst *Branchiocerianthus imperator* bis zu 2,2 m Höhe[39]. Riesenhafte Siphonophoren (Rhizophysen und Auronecten) wurden im antarktischen Meer aus Tiefen von über 500 m gefischt[40]. Von der Qualle *Cyanea arctica* fing Agassiz Stücke von 2 m Schirmdurchmesser mit Fangfäden von über 30 m Länge. Eine von Chun[41] aus der Tiefsee heraufgeholte Steinkoralle *Flabellum* sp. ist mit einem Kelchdurchmesser von 95 mm ein Riese ihrer Gattung. Die pelagisch lebende Tiefennemertine *Dinonemertes investigatoris* übertrifft mit 20,5 cm Länge ihre pelagischen Verwandten in wärmerem Wasser[42], und auch von einem *Cerebratulus* des antarktischen Meeres wird „Riesenwuchs" berichtet[43]. Solche Riesen finden sich nach Gravier[44] in der Antarktis auch bei den Ringelwürmern, z. B. *Trypanosyllis gigantea*, *Laematonice producta*, *Flabelligera mundata*. Ebenfalls im antarktischen Meer bildet der Pterobranchier *Cephalodiscus solidus* kugelige Kolonien von 25—30 cm Durchmesser, in deren 10 cm langen Wohnröhren Einzeltiere von 4—5 cm (ohne Stolo) stecken; die *Cephalodiscus*-Arten der Tropenmeere sind dagegen verschwindend klein: die Stöckchen von *C. indicus* sind Scheiben von 7—10 mm Breite und 3—4 mm Höhe, und die Einzeltiere messen 2 mm; auch *C. gracilis* (Borneo) und *C. sibogae* (Celebes) sind winzig[45]. Eine große Anzahl Muscheln des Beringsmeeres und der Neufundland-Bank schildert v. Middendorf[46] als Riesen ihrer Gattung. Eine *Carinaria*-Art von der erstaunlichen Länge von 53 cm erbeutete Chun[47] in der Tiefsee. Auch die Riesentintenfische scheinen der Tiefsee anzugehören und nur im kalten Wasser der polaren Gebiete der Oberfläche näher zu kommen; gestrandete Stücke solcher Cephalopoden

werden von Japan, Alaska, Neufundland, Island, Irland und Jütland, andererseits von Neu-Seeland und der Südseeinsel St. Paul verzeichnet, sehr selten aus tropischen Meeren. — Die Krebstiere bieten zahlreiche Beispiele solcher Riesenarten im Kaltwasser. Aus der Tiefsee stammt der Goliath der Muschelkrebse, *Gigantocypris*, von der Größe einer Walnuß (Länge 23 mm, Höhe 19,5 mm, Breite 18 mm)[48]. Der Copepode *Rhincalanus gigas* bewohnt das antarktische Meer. Einen Riesenrankenfüßer, *Scalpellum* nahestehend, erbeutete Chun[49] in der Tiefe des Mentaweibeckens. Gewaltige Flohkrebse, deren Namen das Erstaunen ihrer Entdecker bezeugen, bergen die polaren Meere [*Stegocephalus inflatus* arktisch[50], *Bovallia gigantea* und *Podocerus ingens* antarktisch[51]], und der 11,5 cm lange *Eurysthenes gryllus* bewohnt die Tiefen des Atlantik[52]. Ihnen stehen die Asseln nicht nach; *Bathynome giganteus* der Tiefsee mißt 23 cm in der Länge und 10 cm in der Breite, und die arktische *Eucope gigantea*[53] hat den Namen von ihren Ausmaßen. In 2605 m erbeuteten Murray und Hjort[53] einen benthonischen Penaeiden von 30—40 cm Länge, und die Garnele *Notostomus* n. sp. aus jenen Tiefen ist eine der größten, die je gefangen wurden. Von Kurzschwänzern ist die riesige *Kaempfferia* eine Form des kalten Tiefenwassers; ihr schließen sich die stattlichen *Geryon* und die Lithodiden an; auffallend ist auch, daß die Formen, die am weitesten nordwärts gehen, *Chionectes* und *Lithodes*, sehr groß sind[54]. Die Spinnenasseln, die im Litoral wärmerer Meere als kleine Kostgänger an Hydroidenstöckchen herumklettern, sind im Kaltwasser der Pole und der Tiefsee durch die gewaltigen *Colossendeis*-Arten (*C. proboscidea* arktisch, *C. titan* und *C. gigas* abyssal im Tropenmeer) und das 1 m spannende *Nymphon robustum* vertreten. — Echinodermen sind besonders aus den antarktischen Meeren in erstaunlich großen Arten bekannt geworden: der Seestern *Priamaster* hat einen Durchmesser von 44 cm, und die Schlangensterne *Amphiura joubini* und *Ophionotus victoriae* besitzen sehr große Scheiben[55]; der gestielte Haarstern *Umbellula encrinus* wird im arktischen Meer mehrere Meter hoch[56]. Für Ascidien gilt es allgemein, daß sie in gemäßigten und kalten Meeren größer sind als in den tropischen Meeren; die arktischen Arten sind oft wesentlich größer als die subarktischen; die Riesen der Klasse aber finden sich in der Subantarktis: im Maghellansgebiet, an der west- und südaustralischen Küste und am Kap[57]. So wird die riesige *Ascopera gigantea* im antarktischen Meere fußlang; *Halocynthia setosa* und *Holozoa cylindrica* sind die beiden größten Arten, die erste unter den einfachen, die zweite unter den zusammengesetzten Ascidien, beide aus dem hohen Süden[58].

Es mußte hier eine größere Anzahl von Belegen angeführt werden. Denn da „Riesenwuchs" im Kaltwasser durchaus nicht allgemein ist, so muß der Anschein vermieden werden, als ob nur einzelne Fälle, ohne Bedeutung für den Gesamteindruck, vorlägen, denen sich etwa in tropischen Gegenden ebenso viele gleichwertige an die Seite stellen ließen. Die Körpergröße ist eben von vielerlei Bedingungen abhängig, und unter demselben Klima kommen große und kleine Arten derselben

Gattung vor. Die obige Aufzählung aber kann sicher keinen Anspruch auf irgendwelche Vollständigkeit machen und zeigt deshalb nur deutlicher, daß in zahlreichen Fällen Kaltwassertiere des Meeres die Durchschnittsgröße in der engeren und zum Teil auch in der weiteren Verwandtschaft erheblich überragen.

Was sind wohl die Ursachen dieses Riesenwuchses? Man darf sie nicht in besonders günstiger Ernährung suchen. Solche ist sicher mit dazu nötig; aber als Wirkung besonderer Nahrungsmenge findet man in kalten wie in warmen Meeren, z. B. auf submarinen Bänken am Zusammenstoß kalter und warmer Strömungen nur Überzahl von Einzeltieren, aber nicht Riesenwuchs. Man darf aus jenen Tatsachen auch nicht folgern wollen, daß die Gunst der Lebensbedingungen allgemein im kalten Wasser so viel größer sei als im warmen; gerade an Artenfülle, die auch als Maß für die Gunst der Verhältnisse gelten kann, steht ja das Kaltwasser weit hinter der Warmwasserfauna zurück.

Die wahrscheinlichste Erklärung dürfte wohl die sein, daß durch die niedrige Temperatur der Eintritt der Geschlechtsreife verzögert und die Fruchtbarkeit, die Menge der Nachkommenschaft vermindert wird. Nach Bestreitung des Betriebsstoffwechsels bleibt bei den jungen Tieren ein gewisser Überschuß von Stoffen für das Wachstum verfügbar. Fortpflanzung ist auch eine Art Wachstum, ein Wachstum über das individuelle Maß hinaus; sobald sie eintritt, muß das individuelle Wachstum vermindert werden und bei vielen Tieren, sicher bei allen, die nach einmaliger Fortpflanzung ihr Leben beschließen, ganz aufhören. Wird aber der Eintritt der geschlechtlichen Reife verzögert, so kann das Wachstum um so länger und ausgiebiger andauern.

Für die Verzögerung der Geschlechtsreife durch niedere Temperatur liegen aber Beweise vor — wobei hier nur Wassertiere berücksichtigt werden sollen. Zunächst kann hierher gerechnet werden, daß Infusorien in Kältekulturen später zur Teilung schreiten und erheblich größer werden als in Wärmekulturen[59]); *Stylonychia mytilus* erreicht bei 10° eine Masse von 705 μ^3, bei 17—19° von 532 μ^3, bei 25° nur von 289 μ^3. Auf Grund seiner Versuche mit dem Wurm *Dinophilus* nimmt v. Malsen[60]) an, daß Kälte die Bildung der Eikeime hemme, Wärme dagegen fördere und stärker steigere als die Bildung der Nährflüssigkeit, so daß die Ernährung dabei notleidet. Während in der Nordsee der Rankenfüßer *Scalpellum vulgare* bis zur Geschlechtsreife mindestens 1 Jahr braucht, wurde im Golf von Bengalen beobachtet, daß *Lepas anserifera* und *Conchoderma virgatum* schon 8 Tage nach Anheftung der Larve an die Unterlage ihre halbe Größe erreicht hatten und Embryonen enthielten[61]). Der Pfeilwurm *Sagitta bipunctata* wird im Mittel-Atlantik 12 mm lang und hat schon bei 5 mm Länge Eier; seine arktische Form wird 44 mm lang und ist erst bei 30 mm Länge geschlechtsreif. H. Blegvad[62]) beobachtete, daß die im Sommer geborenen Flohkrebse *Gammarus locusta* und Spaltfußkrebse *Mysis inermis* und andere Arten die Geschlechtsreife stets schneller erreichten als die in der kalten Jahreszeit geborenen, und daß jene dabei kleiner blieben als diese. Der Hummer wird an

der Süd- und Südostküste Norwegens bei geringerer Größe und geringerem Alter geschlechtsreif als an der kälteren Westküste[63]). Der Hering vom südlichen Teil der norwegischen Küste erreicht die Geschlechtsreife um 2 Jahre früher als der nordländische[64]). Karpfen kommen in Wasser von weniger als 17° nicht zur Ausbildung reifer Geschlechtsprodukte. Daß Kälteformen infolge von länger andauerndem Wachstum eine bedeutendere Größe erreichen, zeigt auch das Beispiel des Krebschens *Streptocephalus* (*Branchipus*) *auritus*: wenn die Frühjahrsform aus Schmelztümpeln bis zum Sommer überlebt, wird sie wesentlich größer als die Hochsommerform[65]).

Mit niederer Temperatur scheint es ferner in Zusammenhang zu stehen, daß bei vielen Meerestieren die Eier dotterreich werden und daß bei ihnen Brutpflege eintritt. Dotterreichtum der Eier findet sich bei vielen Kaltwassertieren, im Vergleich mit ihren Verwandten aus wärmerem Wasser. Besonders auffällig ist aber die Häufigkeit von Brutpflege bei Bewohnern der polaren Meere und der Tiefsee, deren Sippschaft in warmen Meeren selten oder nie brutpflegend ist — obwohl doch die Tierwelt der tropischen Meere nach Artenzahl und Lebensweise bei weitem mannigfaltiger ist. Brutpflege ist fast allgemein mit Dotterreichtum und daher Größe der Eier verbunden, aber nicht umgekehrt; beide aber gehen Hand in Hand mit geringer Anzahl der Eier. Der Dotterreichtum bewirkt eine längere Dauer der Embryonalentwicklung; der Embryo wächst auf Kosten der reichlichen im Ei enthaltenen Nahrung zu bedeutenderer Größe heran und verläßt das Ei in einem fertigeren Zustand, ist dem erwachsenen Tiere ähnlicher; dabei ergibt sich ein Wegfall freischwimmender Larven, die Entwicklung ist in diesem Sinne abgekürzt. Giard[66]) faßte schon 1878 diese Beobachtungen zu dem Satz zusammen: in einer umgrenzten Gruppe werden die Typen mit abgekürzter Entwicklung um so häufiger, je mehr man gegen die Pole — und, wie man hinzufügen kann, in größere Meerestiefen — vorschreitet.

Das Auftreten von dotterreichen Eiern ist zwar nicht auf Tiere des kalten Wassers beschränkt, und Brutpflege kommt keineswegs bei allen Kaltwassertieren vor. Wohl aber sind diese Besonderheiten im Kaltwasser vergleichsweise so häufig gegenüber dem Warmwasser, daß dadurch ein eigenartiger Zug in die Kaltwassertierwelt gebracht wird. Das Plankton der polaren Meere ist, infolge der Abkürzung des Entwicklungsganges durch Dotterreichtum, vor dem der warmen Meere durch seine Armut an freischwimmenden Larvenformen ausgezeichnet. Die Zunahme des Dotterreichtums mit zunehmender Tiefe, also abnehmender Temperatur innerhalb der Cirripediergattung *Scalpellum* möge folgende Zusammenstellung zeigen:

Art:	*Sc. pollicipedoides*	*vulgare*	*balanoides*	*gracile*	*compressum*	*regium*
Tiefenstufe:	57	bis 200	235	1158	3900	5000 m.
Eigröße:	0,34 × 0,28	0,5 × 0,34	0,42 × 0,35	0,5 × 0,33	0,8 × 0,55	1,03 × 0,87 mm.
Rel. Masse:	0,0266	0,0578	0,0515	0,0545	0,2420	0,7796 mm³.

Das Auftreten von Brutpflege als die ungewöhnlichere Erscheinung muß hier etwas eingehender verfolgt werden. In der Reihe

der Aktinien finden sich Arten, die ihre Eier in besonderen Bruttaschen beherbergen, ausschließlich in polaren Meeren, und zwar gehören die arktischen Arten zu der Familie der Tealiden, die antarktischen zu den Actiniden und Paractiden [67]. Schon die Zugehörigkeit der örtlich getrennten brutpflegenden Formen zu verschiedenen Familien macht es wahrscheinlich, daß hier nicht eine gemeinsam ererbte Eigentümlichkeit, sondern konvergente Abänderung auf Grund gleicher äußerer Einwirkungen vorliegt; das wird zur Gewißheit durch die Tatsache, daß die Bildung der Bruträume bei den einzelnen Formen recht verschiedenartig ist. Dazu kommt, daß sich dieselbe Art unter verschiedenen Bedingungen ungleich verhält: *Tealia crassicornis* ist an der französischen Küste und in der südlichen Nordsee ovipar, *T. c.* forma *laevis* von Spitzbergen dagegen übt Brutpflege [68]. Brutpflegende Alcyonarien (*Mopsea gracilis*, *Rhopalonella pendulina* u. a.) kennt man bis jetzt nur aus dem antarktischen Meere [69]. Ebenso ist die einzige brutpflegende Rippenqualle, *Tjallfiella tristoma*, ein Bewohner kalten Wassers (Umanak-Fjord, West-Grönland) [70]. Ganz auffällig ist die Häufigkeit der Brutpflege bei arktischen und antarktischen Arten aus der Reihe der Stachelhäuter; bis 1905 waren 51 brutpflegende Echinodermenarten bekannt; davon stammen nur 10 aus warmen Meeren, 9 sind arktisch, 32 antarktisch und subantarktisch. Von 42 Arten arktischer Seesterne üben 7 Brutpflege [71]. In der Reihe der Nemertinen ist Brutpflege bisher nur bei antarktischen Arten bekannt geworden (*Amphiporus incubator* und *A. michaelseni*) [72]. Auch brutpflegende Anneliden kennt man aus der Antarktis [73]; allerdings sind solche auch aus warmen Meeren bekannt. Die einzige brutpflegende Art aus der Brachiopodengattung *Liothyrina* ist antarktisch; andere Gattungen üben auch in wärmeren Meeren Brutpflege [74]. Bei solitären Aszidien, die sonst ihre Eier nach außen entleeren, wird von arktischen [75] und antarktischen [76] Arten Brutpflege geübt. Unter den Mollusken finden sich bei den Solenogastren die beiden einzigen brutpflegenden Arten in kalten Meeren, die eine bei den Kurilen, die andere im antarktischen Meere [77]. Die Krebstiere sind allermeist brutpflegend. Um so mehr ist lehrreich, daß *Artemia salina* in Cagliari, wo sie im Sommer die Eier ablegt, im Winter lebendgebärend ist [78]. Bei vielen Cirripedien wird die Dauer der Brutpflege mit abnehmender Temperatur verlängert und die Dauer des freien Larvenlebens mehr und mehr verkürzt: in wärmeren Meeren entschlüpft dem Ei ein ausschwärmender Nauplius, bei kaltem Wasser eine Cyprislarve, oder es wird das freischwimmende Stadium ganz unterdrückt (z. B. *Scalpellum erosum* aus 1744 m Tiefe des Nordwest-Atlantik) [79]. Das überaus auffällige Überwiegen von Amphipoden und Isopoden (Flohkrebsen und Asseln) in den polaren Meeren trifft mit dem großen Dotterreichtum der Eier und der langdauernden Brutpflege in diesen beiden Ordnungen zusammen.

Das Fehlen freischwimmender Larven bei so vielen polaren Tieren, deren Verwandte in wärmeren Meeren planktonische Entwicklungsstadien durchlaufen, ist wiederholt teleologisch aufgefaßt und als Folge

eines Auslesevorgangs zu erklären versucht worden. Aurivillius meint, daß bei den Cirripedien der Tiefsee „das schwimmende Larvenstadium, weil überflüssig, aus der Entwicklungsreihe weggelassen ist“; sie „haben durch Anpassung an die äußeren Verhältnisse das Schwimmvermögen eingebüßt“, das den Oberflächenformen (z. B. *Lepas*) förderlich ist. Vanhöffen nimmt an, daß die Larven im Innern des Muttertiers vor den Gefahren geschützt werden, die ihnen in polaren Meeren von treibenden Eismassen drohen; Oestergren meint, daß die Arten durch das Hinaustreiben der Larven in die an Küsten und Wohnplätzen arme tiefe See in ihrem Bestande mehr gefährdet als gefördert werden. Wie dem auch sei, so läßt sich, unbeschadet solcher Erklärungen, annehmen, daß Dotterreichtum und Brutpflege auf unmittelbare Einwirkung von niederer Temperatur entstehen. Wahrscheinlich wird dadurch zunächst geringere Fruchtbarkeit, d. i. verminderte Eiproduktion, hervorgerufen, aber die wenigen Eier können reich mit Dotter versorgt werden; eine ähnliche Wirkung tritt ja auch in einem anderen Fall von Pejus-Bedingungen ein, bei verringertem Salzgehalt des Wassers (vergl. S. 35). Vielleicht wirkt auch die größere Schwere der Eier infolge reichen Dottergehalts derart, daß sie weniger leicht aus dem Körper entleert werden, sondern ihre Entwicklung im Innern durchlaufen. An der Entstehung der Bruträume kann vielleicht der mechanische Druck der Eier mit beteiligt sein, wie ja bei manchen Aktinien und Echinodermen die Bruträume verstreichen, wenn keine Brut vorhanden ist. Zum Vergleich sei noch auf den wichtigen Befund Kammerers am Grottenolm (*Proteus anguineus*) hingewiesen: bei Temperaturen über 15° legt das Tier seine Eier ab, unter 15° ist es lebendiggebärend.

Die Lichtmenge, die in den verschiedenen Tiefenstufen des Meeres vorhanden ist, wirkt bestimmend zunächst auf die Entwicklung des Pflanzenlebens ein und dadurch mittelbar auf das Tierleben; sie hat aber auch unmittelbar Einfluß auf die Färbung der Tiere und auf die Ausbildung der Sehorgane. Das von der Sonne kommende Licht wird zum Teil an der Oberfläche des Wassers reflektiert, teils dringt es in das Wasser ein, wird aber von ihm so stark absorbiert, daß schon in 1 m Tiefe nur noch die Hälfte der einfallenden Lichtstrahlen vorhanden ist. Die Reflexion ist um so bedeutender, je schräger die Lichtstrahlen auffallen. Dazu kommt, daß sich die Absorption der Lichtstrahlen im Wasser nicht nach der absoluten Tiefe richtet, bis zu der sie vordringen, sondern nach der Länge des Weges, den die Strahlen im Wasser zurücklegen; schräg einfallende Strahlen erreichen aber bei gleichem Weg geringere Tiefe als weniger schräg einfallende. Daher ist die Masse des Lichtes, die bis zu einer bestimmten Tiefenstufe eindringt, am gleichen Ort zu verschiedenen Tages- und Jahreszeiten verschieden, und ebenso an Orten verschiedener Breitenlage zu gleicher Zeit. So erklärt sich die Beobachtung Monacos im Hafen von Funchal (März 1889), daß der Tag in einer Wassertiefe von 20 m 11 Stunden, bei 30 m 5 Stunden, bei 40 m nur etwa 1 Viertelstunde dauerte. Daher dringt auch das Licht weiter polwärts im allgemeinen weniger tief in das Wasser ein, weil dort die Strahlen allgemein unter kleinerem

Winkel auf die Wasseroberfläche fallen; die Sichttiefe, d. h. die Tiefe, bei der eine weiße Scheibe verschwindet, ist bei 33° nördl. Br. auf ungefähr 50 m, bei 50° auf 40 m, bei 67° auf 25 m anzusetzen; bei gleichem Stande der Sonne herrscht unter 33° nördl. Br. die gleiche Lichtintensität in 800 m Tiefe, wie unter 50° in 500 m und unter 67° in 200 m Tiefe[80]).

Im offenen Weltmeer konnten in subtropischen Gebieten bei einer Tiefe von 1000 m noch beträchtliche Lichtmengen durch versenkte, in der Tiefe exponierte photographische Platten nachgewiesen werden; sie betragen noch 1 Dreimilliontel der Lichtmenge, die in 1 m Tiefe vorhanden ist; in 1700 m Tiefe jedoch blieben die Platten bei zweistündiger Exposition unverändert[81]). Aber das Licht zeigt im Wasser eine ganz andere Zusammensetzung als in der Luft, und zwar wird diese um so abweichender, je größer die Tiefe ist. Denn die verschiedenen Strahlenarten, die das weiße Licht zusammensetzen, werden im Wasser verschieden stark absorbiert, die langwelligen viel mehr als die kurzwelligen. In 100 m Tiefe findet man noch Strahlen von jeder Farbe, aber die roten Strahlen sind am spärlichsten, etwas reichlicher die grünen, aber blaue und violette herrschen vor; dagegen sind in 500 m Tiefe blaue bis ultraviolette Strahlen noch reichlich, grüne und rote jedoch auch bei 40 Minuten Exposition entsprechend hergerichteter Platten nicht mehr nachweisbar. Die starke Absorption der roten Lichtstrahlen erklärt uns, weshalb dem Taucher schon in 30 m Tiefe rote Tiere schwarz erscheinen, und weshalb roter Farbstoff in größeren Tiefen so vielfach als Lichtschutz dient, da er alle dort vorhandenen Strahlenarten wirksam abblendet; rote Strahlen, die er durchlassen würde, fehlen dort.

Außerdem aber ist die Durchsichtigkeit des Meeres nicht überall gleich. Wo reichlich Körperchen im Wasser schweben, mögen sie organischer oder anorganischer Herkunft sein, wird viel Licht absorbiert, also an Stellen mit viel Plankton, oder in der Nähe von Flußmündungen, wo suspendierte Schlammteilchen im Wasser verteilt sind. Die Sichttiefe beträgt im östlichen Mittelmeer 30 m, im Quarnero 24 m, im Golf von Triest nur 13 m[82]).

Überaus wichtig sind die Durchlichtungsverhältnisse des Meeres für die Verbreitung der lichtbedürftigen Pflanzen und mittelbar der von solchen sich nährenden Tiere. Gerade die langwelligen Strahlen des Lichtes, die roten, orangen und gelben, sind für die Assimilation am wirksamsten, und sie sind nur in den obersten Wasserschichten in genügender Menge vorhanden. Daher ist die Pflanzenverteilung in verschiedenen Tiefen ungleich. Im freien Meere ist schon unter 100 m das pflanzliche Plankton äußerst spärlich; der Höchstbetrag liegt in Tiefen von 20—50 m, von 10 m Tiefe an nähert sich die Pflanzenmenge dem Maximum. Bei 75 m Tiefe sind nur noch halb so viele Pflanzen vorhanden wie bei 50 m, bei 100 m nur noch ein Fünftel. In polaren Gebieten ist, entsprechend dem geringeren Eindringen des Lichts, die Abnahme der Planktonpflanzen gegen die Tiefe noch schneller. An den Küsten liegt bei der geringeren Durchsichtigkeit des Wassers

die untere Grenze des Pflanzenlebens noch weniger tief. An der dänischen Küste gehen Tange und Algen kaum über 40—50 m in die Tiefe, Seegras (*Zostera*) im durchsichtigsten Küstenwasser nur bis 14 m, in den planktonreichen Fjorden Jütlands sogar nur bis zu Tiefen von 4—5 m.

Man hat die Wassermasse des Meeres in bezug auf die Menge des Lichtes in drei übereinanderliegende Stufen gegliedert, deren Grenzen nach den Gegenden wechseln. Diese Stufen, die hier mit den von Chun herrührenden Namen benannt werden, sind:

1. Die euphotische Stufe, nach Chun 0—80 m, nach Lo Bianco[83]) 0—30 m, reich an Licht, mit reichlichem Phytoplankton und Pflanzenfressern.

2. Die dysphotische Stufe, nach Chun 80—200 m, nach Lo Bianco 30—500 m, schwach beleuchtet; bis etwa 200 m Schattenflora Schimpers.

3. Die aphotische Stufe, nach Chun tiefer als 200 m, nach Lo Bianco tiefer als 500 m, lichtlos, ohne Pflanzenfresser; nur Detritusfresser und Räuber.

Je näher den polaren Gegenden, um so weniger tief reicht die euphotische Stufe, um so mehr drängt sich die Hauptmasse des Meerestierlebens nahe der Oberfläche zusammen. Damit erklärt es sich vielleicht, daß die Meeresvögel, als Kostgänger des Meeres, in den polaren Meeren so viel häufiger und in zahlreicheren Arten vertreten sind als in den Tropen; denn dort ist ihnen ihre Nahrung viel zugänglicher.

Literatur.

1) S. B. Ak. Wiss. Berlin, Jg. 1898, S. 363—374. — **2**) G. Pruvot, Année biol. *2*, S. 561 (nach Monaco). — **3**) E. Ehlers, Z. f. wiss. Zool. 25, S. 80. — **4**) A. H. Cooke in *Cambridge Nat. Hist., Moll., S. 361. — **5**) E. S. Russel, Proc. Zool. Soc. 1907 [2], S. 856—870. — **6**) *Meyer u. Möbius, Fauna 2, S. 276. — **7**) *Bronns Klassen und Ordnungen 2 [3], S. 1298. — **8**) F. W. Jones, Proc. Zool. Soc. 1907, S. 518—556. — **9**) W. Kükenthal, Abh. Senckenberg. Ges. *22*, S. 46. — **10**) C. R. 140, S. 457. — **11**) Ann. Mus. Zool. Ac. Sc. St. Pétersbourg 1898, S. 203—214, vgl. Zool. Cbl. 6, S. 518. — **12**) W. Kükenthal, S. B. Natf.Frde. 1919, S. 211. — **13**) *Lo Bianco, Tiefseefischerei, S. 85. — **14**) Intern. Rev. Hydrobiol. 4, S. 373. — **15**) B. Helland-Hansen in *Murray and Hjort, Depths of the Ocean, S. 284f. — **16**) *Depths of the Oceans, S. XVI, Tabelle 3. — **17**) *Murray and Hjort, Depths, S. 291. — **18**) Bull. Mus. Comp. Zool. 14, S. 218. — **19**) O. Krümmel in *Handwörterbuch der Natw. 6, S. 801. — **20**) *G. Pfeffer, Erdgesch. Entwicklung. — **21**) W. Stimpson, Am. Naturalist 4, Nr. 10. — **22**) A. J. Malmgren, Öfv. K. Vet. Ak. Förh. 21, S. 489—539. — **23**) Vgl. K. Brandt in *Festschrift der Komm. Unters. Meere, S. 85. — **24**) *Murray and Hjort, Depths of the Ocean, S. 537 u. 546. — **25**) D. St. Jordan, Proc. U. S. Nation. Mus. 14, S. 107 bis 120. — **26**) *Jordan and Evermann, Fishes, S. 2603f. — **27**) L. Rhumbler in *Erg. Plankton-Exp. 3 (Lc), S. 200—206. — **28**) Verh. D. Zool. Ges. 1899, S. 236. — **29**) Ch. Gravier, C. R. 153, S. 778. — **30**) *Grube,

Triest und Quarnero, S. 81. — **31**) *v. Middendorf, Sibir. Reise 4², S. 914. — **32**) K. Sv. Vet. Ak. Handl. 48, Nr. 1 u. 50, Nr. 5. — **33**) A. Della Valle in *Fauna Flora Neapel 20, S. 248. — **34**) G. O. Sars nach *Herrick, Amer. Lobster, S. 111. — **35**) R. Hartmeyer in *Fauna arctica 3, S. 380. — **36**) E. Ehrenbaum, Fischerboote 7, S. 174. — **37**) *Murray and Hjort, Depths, S. 621. — **38**) E. Jäderholm in *Erg. Schwed. Südpolar.-Exp. 5. — **39**) E. Stechow, Abh. Ak. Wiss. München 1909, Suppl. 1, Nr. 6, S. 52f. — **40**) *Chun, Arkt. u. antarkt. Plankton, S. 59. — **41**) *Tiefen des Weltmeers, S. 485. — **42**) *Murray and Hjort, Depths, S. 577. — **43**) Ch. Gravier, Annél. polychètes: 2. Exp. antarct. franç. 1911. — **44**) C. R. 152, S. 1418. — **45**) Ch. Gravier, C. R. 154, S. 1438ff. — **46**) *Sibir. Reise 2¹, S. 450ff. — **47**) *Tiefen des Weltmeers, S. 517. — **48**) L. Lüders, Z. f. wiss. Zool. 92, S. 103ff. — **49**) *Tiefen des Weltmeers, S. 366. — **50**) *Murray and Hjort, Depths, S. 521 Anm. — **51**) G. Pfeffer, Jahrb. wiss. Anst. Hamburg 5, S. 79—142. — **52**) S. J. Smith, Ann. Mag. Nat. Hist. (5) 14, S. 181. — **53**) *Depths, S. 521 bzw. 586. — **54**) F. Doflein in *Erg. D. Tiefsee-Exp. 6, S. 199f. — **55**) R. Koehler, C. R. 153, S. 735. — **56**) *Murray and Hjort, Depths, S. 517. — **57**) R. Hartmeyer in *Bronns Klassen u. Ordn. 3, Suppl., S. 1500f. — **58**) W. A. Herdman, Trans. Roy. Soc. Edinburgh 48, S. 306. — **59**) R. Hertwig, Biol. Cbl. 23, S. 57. — **60**) A. f. mikr. An. 69, S. 63—99. — **61**) N. Annandale, Journ. Bombay Nat. Hist. Soc. 1911, S. 1170f. — **62**) Rep. Danish Biol. Stat. 28, S. 56 u. 99. — **63**) A. Appellöf, Bergens Museums Skrifter, Ny R. 1, Nr. 1. — **64**) O. Storch, Naturw. Wschr. N. F. 13, S. 628. — **65**) F. Brauer, S.B. Ak. Wiss. Wien, m.-n. Kl. 75¹. — **66**) C. R. 6. Congr. int. Zool. Berne, S. 621. — **67**) O. Carlgren, Biol. Cbl. 21, S. 468—484. — **68**) A. Giard (vgl. 66), S. 620. — **69**) Ch. Gravier, C. R. 157, S. 1470 bis 1473. — **70**) Th. Mortensen, Verh. D. Zool. Ges. 1912, S. 367—372. — **71**) H. Ludwig, ZJb. Suppl. 7, S. 683—699. — **72**) L. Joubin, C. R. 158, S. 430f. — **73**) Ch. Gravier, C. R. 152, S. 1418. — **74**) P. Eichler in *D. Südpolar-Exp. Zool. 4, S. 387, 394. — **75**) R. Hartmeyer, Zool. Anz. 22, S. 268ff. — **76**) W. Michaelsen, Zoologica 12 (Heft 31). — **77**) J. Thiele in *D. Südpolar-Exp. Zool. 6, S. 48. — **78**) C. Artom, Intern. Rev. Hydrob. 1, S. 269. — **79**) C. W. S. Aurivillius, Kgl. Sv. Vet. Ak. Handl. 26, Nr. 7, S. 55f. C. A. Nilsson-Cantell, Zool. Bidrag Uppsala 7, S. 101ff. — **80**) *Murray and Hjort, Depths, S. 666. — **81**) B. Helland-Hansen in *Murray and Hjort, Depths, S. 248ff. — **82**) *Steuer, Planktonkunde, S. 78. — **83**) Mitt. Zool. Stat. Neapel 19, S. 524f.

XI. Der Chemismus des Meeres in seinem Einfluß auf die Tiere.

Das Meerwasser ist eine Salzlösung, deren Zusammensetzung nicht überall genau gleich ist. Im freien Weltmeer ist der Salzgehalt in 300 m Tiefe beständig und überall etwa 35 ‰. Aber es sind selbst im Weltmeer Unterschiede vorhanden, wenigstens im Oberflächenwasser. In den Tropen überwiegt die Verdunstung den Zustrom und dadurch wird die Salzlösung gesättigter; in den Polargegenden jedoch bewirken

im Sommer die Schmelzwässer eine Herabsetzung des Salzgehalts. Vor allem aber nehmen die abgeschlossenen Nebenmeere eine Sonderstellung ein dadurch, daß eine Durchmischung ihres Wassers mit dem des Ozeans nur in beschränktem Maße möglich ist und daher nach der einen oder anderen Seite Abweichungen entstehen. Im Mittelmeer z. B. mit seinem verhältnismäßig geringen Süßwasserzufluß beträgt der Salzgehalt im westlichen Teile über 37 ‰, bei Kreta 39,5 ‰, an der syrischen Küste sogar 40 ‰; das Rote Meer, ganz ohne regelmäßigen Süßwasserzufluß, hat sogar 45,4—46,5 ‰ Salzgehalt. Dagegen beträgt dieser in der westlichen Ostsee 12 ‰, um Bornholm etwa 7,4 ‰ und im Finnischen Busen nur noch 0,6 ‰. Schmelzwasser von Gletschern und Eisbergen süßen im Sommer die Oberflächenschichten der polaren Meere so aus, daß der Salzgehalt nur noch 15 ‰ und weniger ausmacht. Da Wasser mit größerem Salzgehalt schwerer ist als solches von geringerer Konzentration, kann auch nach der Tiefe der Salzgehalt zunehmen. Besonders deutlich ist das in der Ostsee, in die ein tiefer Strom von salzhaltigerem Nordseewasser eintritt, während oberflächlich das salzärmere Wasser ausfließt. Daher beträgt in der westlichen Ostsee bei einem Salzgehalt des Oberflächenwassers von 8—12 ‰ der Salzgehalt in der Tiefe bis 27 ‰.

Die Hauptmasse der Salze des Meerwassers besteht aus den Chloriden von Na, Mg und K, wovon NaCl mit 27,37 g in 1 l überwiegt; dazu kommen noch die Sulfate von Mg und Ca. Andere Elemente sind in viel geringeren Mengen, manche, wie Silber, Kupfer, Vanadium, nur in Spuren vorhanden. Die Frage, ob die Meersalze durch die Flüsse in das Meer hineingebracht seien und somit Auslaugungsprodukte des Festlands seien, berührt uns hier nur im Zusammenhang mit der biologisch nicht unwichtigen Frage, ob das Meer früher weniger salzhaltig war als jetzt. Wahrscheinlich ist jene Annahme zu verneinen. Abflußlose Seen, die durch Eindunstung von Flußwasser entstanden sind, haben durchaus nicht stets die Zusammensetzung des Meerwassers, z. B. Bittersalzseen, Boraxseen. Auch bringt das Flußwasser gerade Chloride nur in sehr geringen Mengen mit. Wahrscheinlich sind es Salzmassen vom Boden des Meeres, die für den Salzgehalt wesentlich mitbestimmend waren — und damit wäre auch wohl die Annahme zu verneinen, daß der Salzgehalt des Meeres früher erheblich niedriger gewesen sei.

Die Salze des Meerwassers sind für das Tierleben wichtig. Mittelbar kommt den Tieren mit der pflanzlichen Nahrung das zugute, was die Pflanzen den Meeressalzen an Nährstoffen entnehmen: außer den im Überschuß vorhandenen K, Na, Ca, Mg, S, Cl noch Phosphorsäure, Nitrat, Nitrit und Ammoniak. Die Tiere selbst beziehen aus dem umgebenden Medium eine Menge von Stoffen, die sie für den Aufbau ihres Körpers brauchen, vor allem Na, Mg und Ca, auch Kieselsäure, aber je nach ihrer Organisation auch seltenere, wie Strontium, das als schwefelsaures Salz das Skelett bei den Radiolarien der Unterordnung Acantharia aufbaut, Brom und Jod, die von manchen Antipatharien in ihren Skeletten gespeichert werden, oder Vanadium, das sich im Blut-

farbstoff der Ascidien findet. Entzug von NaCl tötet die Meerestiere, auch wenn er ganz allmählich geschieht; doch das kommt für das Freileben nicht in Betracht.

Von großer Bedeutung für die Lebewelt sind die osmotischen Eigenschaften des Meerwassers. Der osmotische Druck wächst mit steigender Konzentration und nimmt ab mit fallender Konzentration; er beträgt für das Wasser des Roten Meeres von 40 ‰ Salzgehalt bei 30° nicht weniger als 26,7 Atmosphären, für das Ostseewasser bei Bornholm mit 7,5 ‰ Salzgehalt bei 18° nur 4,9 Atmosphären. Meerestiere (mit Ausnahme der Knochenfische) sind dem Medium, in dem sie leben, derart angepaßt, daß ihre Körperflüssigkeit mit dem umgebenden Wasser isotonisch ist; daher wird die Zusammensetzung der Körperflüssigkeit nicht durch Diffusion geändert. Darin liegt wohl der Grund dafür, daß sich manche Meerestiere gegenüber wechselndem Salzgehalt der Umgebung sehr empfindlich zeigen; sie vertragen nur ganz geringe Schwankungen desselben nach oben und unten. Andere dagegen vermögen in Wasser von verschiedenem Salzgehalt zu leben, manche können sogar ziemlich schnellen Übergang aus schwächeren in konzentriertere Salzlösungen und umgekehrt vertragen. Jene ersteren werden als stenohalin, diese als euryhalin bezeichnet. In der Empfindlichkeit gegen Änderungen des Salzgehalts gibt es allerhand Abstufungen.

Stenohaline Tiere unterliegen in ihrer Verbreitung Beschränkungen. Sie leben hauptsächlich im offenen Meere, wo sie ja keinen Schwankungen des Salzgehalts ausgesetzt sind. Wenn sie Oberflächentiere sind, so kann sich freilich durch Regen der Salzgehalt in ihrer Umgebung ändern; dem können sie entgehen, indem sie wenige Meter untertauchen. Auch als Küstenbewohner können stenohaline Tiere vorkommen, wenn sie fern von Flußmündungen wohnen und in einer Tiefe, wohin der Wechsel der Gezeiten nicht reicht. Auch große Tiefen sind geeignete Aufenthaltsorte für sie. Stenohalin sind z. B. koloniebildende Radiolarien, Riffkorallen, der Fisch *Fundulus* in seinen Jugendzuständen und viele andere.

Euryhaline Tiere können natürlich auch an Stellen vorkommen, wo sie von ihrer Fähigkeit, unter wechselndem Salzgehalt zu leben, keinen Gebrauch machen, also in Gesellschaft stenohaliner Formen. Andere Plätze sind ihnen allein zugänglich, um so ausschließlicher, in je weiteren Grenzen der Salzgehalt wechselt; sie bieten ihnen die Gunst verminderten Wettbewerbs durch andere Arten, vor allem wichtig verminderte Verfolgung durch stenohaline Feinde. So gehören zu den euryhalinen Tieren vor allem die Küstenbewohner innerhalb der Gezeitenstufe, wo sie während der Ebbe der Einwirkung des Regens preisgegeben sind, oder in der Nähe der Flußmündungen, wo mit der wechselnden Wassermenge des Flusses das süße Wasser bald weiteren, bald beschränkteren Raum einnimmt; hierher gehören die Bewohner der Küstensümpfe, wo das Wasser im Sommer durch Eindunstung höheren Salzgehalt erhält, aber im Herbst durch Regen, im Frühjahr durch Schneeschmelze ausgesüßt wird, die Bewohner der Spritztümpel

an Felsküsten u. dgl. mehr. Euryhalin sind z. B. Quallen wie *Aurelia aurita* und *Crambessa tagi*, die in die Flußmündungen eingetrieben werden, ohne Schaden zu nehmen, die Mießmuschel (*Mytilus*), der Sandpier (*Arenicola*), die Strandkrabbe (*Carcinus maenas*), die Appendicularie *Oikopleura dioica*, manche Haie, die ins Süßwasser eindringen, und viele andere. Nahe verwandte Tiere können sich in dieser Beziehung ganz verschieden verhalten, unter den Pfeilwürmern (Chaetognathen) ist *Sagitta hexaptera* sehr empfindlich gegen süßes Wasser, während *S. bipunctata* eine unleugbare Anpassungsfähigkeit an Brackwasser besitzt [1]).

Die Zusammensetzung der Bewohnerschaft solcher Gewässer mit schwankendem Salzgehalt regelt sich durch Auslese; an dem Beispiel der Tierwelt in den Salinen und in der Ostsee ist das oben (S. 20f.) schon dargelegt. Deutlich zeigt sich das auch in der Fauna des Kaspischen Meeres [2]), die, wie alle Brackwasserfaunen, verarmt ist; große, im Meere weit verbreitete Tiergruppen fehlen hier ganz: Anthozoen, Medusen, Rippenquallen, Stachelhäuter, Manteltiere, Brachiopoden, Pantopoden, von den Mollusken Amphineuren, Opisthobranchier, Scaphopoden und Cephalopoden, auch Selachier — und doch kann die marine Herkunft dieser Fauna nicht bezweifelt werden.

Die Anpassung der Tiere an den niederen Salzgehalt ist nicht selten mit Verminderung der Größe verknüpft. Im Étang de Berre (Rhonemündung) wandern Seeigel als Larven ein und werden dort reif, erreichen aber nur ein Drittel der normalen Größe [3]). Die Mießmuschel, die in der Kieler Bucht eine Höchstlänge von 110 mm erreicht, wird im östlichen Teil des Kaiser-Wilhelm-Kanals bei 17,3 ‰ Salzgehalt noch bis 74 mm lang, weiter westlich bei 10,6 ‰ nur 54,5 mm und bei 3—5 ‰ nur 38 mm [4]). Heincke vergleicht zwei gleichgroße Schollen (*Pleuronectes platessa*) von 21 cm Länge, aus der Nord- und der Ostsee; die erstere war 3, die letztere 6 Jahre alt.

Zu den ausdauerndsten Bewohnern des Brackwassers in der Ostsee und den Mittelmeer-Étangs gehört *Nereis diversicolor*, jener Ringelwurm, der auch in dem hochkonzentrierten Salzwasser der Salinen ausharren kann. Aber es gibt auch eine kleine Anzahl stenohaliner Brackwasserarten, die nur hier vorkommen, so der Hydroidpolyp *Cordylophora lacustris* und Krebschen, wie *Eurytemora hirundo* und *Temora longicornis* der Ostsee. Unter den Fischen sind die Seenadeln (Syngnathiden) geneigt, ins Brackwasser zu gehen; aber in keiner Gruppe des Tierreichs ist es in solchem Maße zur Bildung von Brackwasserformen gekommen, wie bei den Mollusken, von denen manche Schnecken- und Muschelgattungen ganz ins Brackwasser übergegangen sind. Die meisten Brackwassertiere gehören heutzutage den Tropen an [5]), wo die Einwanderung aus dem Meere auch in das Süßwasser viel leichter zu sein scheint als in höheren Breiten (vgl. S. 33); die Gründe dafür sind noch unbekannt. Die Bildung eigner Brackwasserarten kann auf zweifache Weise geschehen: entweder durch sprungweise Umbildung derart, daß der Zusammenhang mit der marinen Stammform nicht mehr erkennbar ist — oder aber die marine Stamm-

form ist zugrunde gegangen, vielleicht unter dem Druck des Wettbewerbs anderer Tierformen, und es ist nur die umgebildete Brackwasserform übrig geblieben. Das letztere scheint sicher der Fall zu sein bei der jetzt auf das Brackwasser beschränkten Muschel *Tagelus gibbus* in Amerika, deren meerbewohnende Vorfahren im Miocän von Nordamerika und Argentinien fossil gefunden worden sind[6]).

Unter den Bestandteilen, die reichlicher im Salzgehalt des Meerwassers enthalten sind, ist allein der Kalk seiner Menge nach einigermaßen wechselnd; er macht im Mittel 1,6 % der gesamten Salzmenge aus, doch schwankt das Verhältnis zwischen 1,58 und 1,82 %. Da das Meerwasser allermeist alkalische Reaktion zeigt, so kann es Kalk nicht als Karbonat in Lösung halten, im Gegensatz zu dem freie CO_2 enthaltenden Flußwasser; vielmehr tritt dieser hauptsächlich als Sulfat auf. Dieser Kalk wird von zahllosen Tierarten aus dem Wasser aufgenommen und zum Aufbau von Schalen, Spiculae, Panzern und Skeletten benutzt; dabei wird das Sulfat durch Ammoniumkarbonat $(NH_4)_2CO_3$ aus seiner Lösung gefällt. Versuche lehren, daß diese Fällung in der Wärme (26—29°) sehr schnell vor sich geht, dagegen bei niederer Temperatur (4—7°) nur langsam[7]). Daher ist auch die ausgiebige Ausnutzung der Kalksalze durch die Meerestiere an gewisse Temperaturbedingungen gebunden. Durch unmittelbare Beobachtung ist festgestellt worden, daß bei höherer Temperatur die zehnfüßigen Krebse sich häufiger häuten und der Neuaufbau des Panzers schneller geschieht als bei niederer. In den Tropenmeeren erreicht die Kalkabscheidung durch Tiere ihre höchste Entwicklung: die Riffkorallen bauen riesige Felsmassen auf, die Schnecken und Muscheln haben oft Schalen von gewaltiger Dicke; bei der zwischen Riffkorallen lebenden Schnecke *Magilus* (Abb. 15) wird mit fortschreitendem Alter unter Verlängerung der Schale ein großer Teil des Gehäuses vollkommen mit Kalk ausgefüllt, und die beiden Schalen der Muschel *Tridacna gigas* können ein Gewicht von über 250 kg erreichen. In sehr kaltem Wasser dagegen ist der Kalk für die Meerestiere nur schwer zugänglich. Die Tropenbewohner mit starken Kalkgehäusen und -skeletten sind daher in den polaren Meeren oft durch Verwandte vertreten, die weich, nackt, ohne Schale oder mit zarter chitiniger Schale ausgerüstet sind, wie bei Coccolithophoriden, Foraminiferen, Pteropoden. Die kalkröhrenbauenden Ringelwürmer (Serpuliden) finden ebenfalls ihre größte Entwicklung in tropischen Meeren und haben nur wenige Vertreter in polaren Gewässern. Auch im kalten Wasser der Tiefsee werden Tiere mit starker Kalkabscheidung

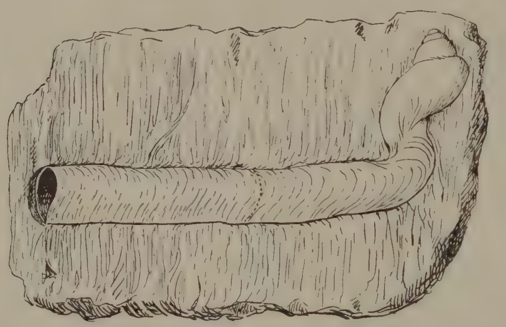


Abb. 15. *Magilus antiquus*, aus Korallenkalk freipräpariert. Bis zur punktierten Linie ist das Gehäuse mit Kalk erfüllt.

vermißt; Serpuliden z. B. fehlen auch dort; von Seeigeln kommen nur solche mit weichem Gehäuse (Echinothuriden) in der Tiefsee vor; die Skelette vieler Tiefseefische enthalten kaum Kalk. — „Damit ist ein wichtiger Faktor in der Verbreitung der Meerestiere gegeben"[8]. Murray[9]) hat darauf hingewiesen, daß infolge dieser Besonderheit der durch die Flüsse ins Meer getragene Kalk, der aus der Zersetzung der Gesteine des Festlands stammte, in der Jetztzeit mehr und mehr in den Tropen angehäuft wird.

Von grundlegender Bedeutung für die quantitative Verteilung des Pflanzenlebens im Meere und damit auch mittelbar für die Verbreitung des Tierlebens ist das Vorhandensein jener Stoffe, auf denen die Produktion von Pflanzensubstanz, das Wachstum der Pflanzen beruht, insbesondere derjenigen, die nicht im Überschuß vorhanden sind: der Kohlensäure, Phosphorsäure und der für Pflanzen verwertbaren Stickstoffverbindungen.

Das Meerwasser enthält 40—50 mg Kohlensäure in 1 l; aber diese Kohlensäure ist nicht einfach gelöst, wie im Süßwasser; sondern infolge des Überflusses an Basen im Verhältnis zu den starken Säuren ist sie in Bindung an Basen, teils als Karbonat, teils als Bikarbonat, vorhanden. Daß die Pflanzen imstande sind, die Kohlensäure aus den Bikarbonaten zu verwerten, ist durch Versuche sichergestellt. Ein Ersatz der verbrauchten Kohlensäure findet teils aus der Luft, teils durch die Kohlensäureproduktion der tierischen Lebewesen statt. Viel Kohlensäure wird auch beständig durch das Flußwasser dem Meere zugeführt. Da aber hauptsächlich in der euphotischen, nur wenig in der dysphotischen Stufe ein Verbrauch der Kohlensäure durch die Pflanzen stattfindet, Tiere aber auch in den tieferen Schichten leben und Kohlensäure produzieren, da vor allem aber am Boden des Meeres durch Zerfall der herabgesunkenen Leichen der Organismen reichlich Kohlensäure gebildet wird, die dort keine Verwertung findet, so wird in den tieferen Schichten Kohlensäure gespeichert, die nur dort dem Pflanzenleben zugute kommen kann, wo eine Durchmischung der Gewässer in größere Tiefen hinab und ein Auftrieb von Tiefenwasser stattfindet. Wie von den Pflanzen in den oberflächlichen Schichten die verfügbare Kohlensäure schnell aufgebraucht wird, geht aus der Beobachtung von Moore[10]) hervor: er fand, daß sich die Reaktion des Oberflächenwassers an der englischen Küste mit den Jahreszeiten ändert; eine (für Phenophthaleïn) saure Reaktion im Frühjahr (April) macht im Sommer (August) einer alkalischen Reaktion Platz; das wird dadurch hervorgerufen, daß der im Frühjahr von dem überwiegenden tierischen Anteil des Planktons erzeugte Überschuß an Kohlensäure durch die Wucherung der Planktonpflanzen im Sommer aufgebraucht wurde. Dort also wird das Pflanzenwachstum am üppigsten sein, wo beständiger Zustrom von Wasser mit verwertbarer Kohlensäure stattfindet.

Ähnlich liegt es mit den Stickstoffverbindungen[11]), die neben Kohlensäure und Phosphorsäure für das Gedeihen pflanzlicher Lebewesen unbedingt erforderlich sind. Stickstoff in gebundener Form,

wie er für die Pflanzen brauchbar ist, also als Nitrit, Nitrat oder Ammoniak, ist im Wasser der Nordsee etwa 300 mg in 1 m^3 enthalten, im Ozeanwasser weniger. Die Menge wechselt mit der Temperatur; in 1 m^3 Oberflächenwasser wurden nachgewiesen

bei einer mittleren Temperatur von	3,4°	12,6°	17,8°	23,2°	27,7°
mg N als N_2O_3 und N_2O_5 . . .	216	144	142	91	78
mg N als NH_3	68	75	46	36	45

Diese geringe Menge macht es, bei dem großen Bedarf der Pflanzen an Stickstoff, wahrscheinlich, daß sich Stickstoff im Minimum befindet; die vorhandene Stickstoffmenge wäre also maßgebend für die Pflanzenproduktion und damit auch für die Tierproduktion eines Meeresabschnittes.

Die Quellen, aus denen dem Meere Stickstoffverbindungen zugeführt werden, sind verschieden. Im eigenen Haushalt des Meeres entstehen Stickstoffverbindungen beständig durch den Stoffwechsel der Tiere und durch den Zerfall der toten Organismen. Von außen her wird dem Meere Stickstoff zugeführt einmal durch die Flüsse in Gestalt von Nitriten, Nitraten und Ammoniak und vielleicht auch organischen Stickstoffverbindungen, und dann durch die Niederschläge aus der Atmosphäre, in denen, besonders in den gewitterreichen Tropen, geringe Menge salpetriger Säure enthalten ist. Nitrifizierende Bakterien kommen im Meere normalerweise nicht vor. Dem gegenüber steht ein beständiger Verlust des Meerwassers an Stickstoff dadurch, daß das an Karbonate gebundene Ammoniak infolge des bedeutenden Ammoniakdruckes frei wird, in die Atmosphäre übergeht und durch die Seewinde dem Lande zugeweht wird, wo es durch den Erdboden absorbiert wird.

Jedenfalls ist wie die Kohlensäure so auch der Stickstoff nur in den oberen, durchleuchteten Schichten verwertbar. Daher nimmt der Stickstoffgehalt im Meerwasser nach der Tiefe zu; im Mittel findet sich im Weltmeer N als Nitrit und Nitrat an der Oberfläche 101 mg, in 400 m Tiefe 313 mg, in 800 m Tiefe 485 mg in 1 m^3 (Brandt). Zudem wird den Oberflächenschichten beständig eine Menge von Stickstoffverbindungen dadurch entzogen, daß die Leichen der Organismen zu Boden sinken, allermeist tief unter die für Pflanzenleben geeigneten Stufen, und sich dort zersetzen. Dadurch wird das Wasser, das unmittelbar über dem Meeresboden steht und das dessen oberste Lagen durchtränkt, besonders reich an Stickstoff sein. Wo solches Bodenwasser an die Oberfläche kommt, wird es dem Pflanzenleben gutes Gedeihen bringen.

Die Düngung, die das Wasser der durchleuchteten Meeresoberfläche durch Zufuhr stickstoffhaltiger Verbindungen erfährt, geschieht also auf verschiedenem Wege: durch gründliche Durchmischung des Meerwassers, durch Aufsteigen von Bodenwasser und durch Zufluß von Süßwasser. Der verschiedene Betrag dieser Düngung in verschiedenen Gebieten erklärt die Unterschiede in der Lebensfülle, die im Meere herrschen.

Eine allgemeine Durchmischung des Meerwassers bis zum Boden findet nur in seichten Meeren statt. Sie wird in flachen Küsten-

gebieten durch die Gezeitenbewegung, tiefer hinab durch Stürme bewirkt. Periodisch tritt eine Durchmischung ein infolge der Abkühlung des Oberflächenwassers zur kühlen Jahreszeit in den gemäßigten und kalten Gürteln. Sie genügt in seichten Meeren, um die Stickstoffmassen des Tiefenwassers heraufzubefördern. Diese Durchmischung reicht im Atlantik bis zu 140 m Tiefe, ja in kalten Meeren noch tiefer, in dem Gebiet südlich von Island z. B. bis zu Tiefen von 800 bis 900 m. Das ist eine der Ursachen, weshalb die Küstengewässer im allgemeinen reicher an Tierleben sind als nahe gelegene tiefe Meeresgebiete unter fast gleichen physikalischen Bedingungen (Licht und Wärme), weshalb seichte Meere, wie die Nordsee und die westliche Ostsee, und flache Bänke (Doggerbank, Neufundlandbank, Agulhasbank) eine so reiche Bevölkerung zunächst an Pflanzen, damit aber auch an Tieren aufweisen und zu den bevorzugten Fischgründen gehören. Färbung von Meeresteilen durch dichte Massen von Plankton kommt denn auch nur in flachen Meeren vor, so in der Ostsee und in der großen Fischbai, im Golf von Kalifornien („Purpurmeer") und als „red tide" an den japanischen Küsten. Je tiefer ein Meer ist, um so weniger leicht werden solche Durchmischungen bis zum Boden reichen.

Wo an Küsten durch andauernde ablandige Winde das Oberflächenwasser fortgetrieben wird, steigt zum Ausgleich ein Strom von Auftriebwasser aus der Tiefe auf. Solche Ströme wühlen zugleich die an Stickstoffverbindungen reichen obersten Bodenschichten auf und führen damit der Oberfläche nährstoffreiches Wasser zu, das seine Herkunft aus der Tiefe gleichzeitig durch niedere Temperatur verrät. „Kein Wasser im Ozean wimmelt so von Leben, wie das Auftriebwasser tropischer Breiten . . . Daher sind solche Gebiete Stätten ausgedehnter Seefischerei"[12]). Derartige Stellen sind z. B. die algerische Küste mit ihrer berühmten Sardinenfischerei, einige Stellen der portugiesischen Küste, der Westküste von Marokko und der afrikanischen Küste gegenüber den Canarischen Inseln und bei den Cap Verde-Inseln; noch größer ist der erstaunliche Fischreichtum der Kaltwassergebiete des arabischen Meeres bei Oman, ebenso wie am Kap Hafun (Somaliküste); auch die Küste von Chile mit ihrem kalten Auftriebwasser ist durch reiches Meeresleben ausgezeichnet[13]), dem mittelbar die Guanolager der vorgelagerten Inseln ihr Dasein verdanken; ebenfalls im Gebiet des Auftriebwassers liegen die „submarinen Wälder" des Tanges *Macrocystis pyrifera* an der Westküste von Patagonien mit ihrer reichen Tierwelt[14]), und ihre Üppigkeit ist wohl dieser Düngung zuzuschreiben. Ein zeitweiliges Auftreten aufsteigender Bodenströme beobachtet man in der Kieler Föhrde; aus dieser nach Osten offenen Bucht wird durch kräftigen West- oder Südwestwind das Oberflächenwasser herausgetrieben, und es steigt dann Tiefenwasser herauf; wenn im ersten Frühjahr längere Zeit starker Westwind herrscht, wird das Wasser der Föhrde bald „grasgrün von der Unzahl der Diatomeen"[15]), bei nördlichen und östlichen Winden bleibt die Diatomeenwucherung gering. An unterseeischen Rücken und Bänken scheinen Boden-

strömungen in aufsteigende Richtung abgelenkt zu werden, wie am Wyville-Thomson-Rücken südlich der Faröer, wo ebenfalls die Meeresoberfläche sehr reich an Lebewesen ist.

Vertikale Durchmischung tritt auch dort ein, wo eine warme und eine kalte Strömung aneinander vorbeiziehen, infolge der verschiedenen Dichte der benachbarten Wassermassen, und im Nordmeer nehmen die tiefsten Schichten an der Durchmischung teil. Als Beispiel seien die Grenze des Labrador- und Golfstroms an der Neufundland-Bank, oder die Grenze des warmen Kuro-shio und des kalten Oja-shio an der Westküste Japans angeführt, beides Stellen ertragreichen Fischfangs. Aber auch dort, wo die Dichte des Wassers zweier benachbarter Ströme annähernd gleich ist, wird Tiefenwasser in die Höhe gesaugt, wenn die Ströme durch die Erdrotation in entgegengesetzter Richtung abgelenkt werden; die sog. Kältezunge des Südäquatorialstroms nördlich von Ascension mit ihrem Hochbestand an Plankton dürfte solchen Ursprungs sein [16]). Eine reiche Planktonproduktion ist auch von der Straße von Messina bekannt, wo ja durch die Verschiedenheit der Gezeitenphasen im tyrrhenischen und jonischen Meere aufsteigende Wirbel hervorgerufen werden (vgl. S. 159). Absteigende Strömungen dagegen müssen ausgepowertes Oberflächenwasser heransaugen; solche Stellen sind daher arm an Leben, z. B. die Sargasso-See. Auch der geringe Betrag von thermischen Wasserbewegungen in dem bis in seine Tiefen auf 12,9^0 erwärmten Mittelmeer hat Armut an Plankton im Gefolge.

Die Verteilung der Lebensfülle im Meere wird aber mit bedingt durch die Menge von „Düngung", die vom Lande her, hauptsächlich durch die Flüsse, in das Meer gelangt. Die Versorgung vom Lande her ist es wohl, wodurch die Küstengebiete, außer durch geringere Tiefe und erleichterte Auftriebströmungen, vor dem freien Meere in ihrer Fruchtbarkeit begünstigt sind. Aber diese „Düngung" vom Lande her ist auf die Ozeane sehr ungleich verteilt. Am reichsten ist der Atlantik mit dem Arktik mit Flußwasser versorgt. In ihn ergießen sich alle Ströme Europas und die Afrikas mit Ausnahme der vergleichsweise unbedeutenden ostafrikanischen Flüsse; ferner wässert fast das gesamte Amerika, wegen der ganz an die Westküste gerückten Wasserscheide, in den Atlantik ab; dazu kommt das nördliche Eismeer mit den gewaltigen Wassermassen der Nordströme Sibiriens, die durch eine westlich gerichtete Strömung (Nansen) nach der Ostküste Grönlands gelangen. So ist der Atlantik-Arktik rings von tributären Landgebieten umgeben, bei einer Oberfläche von 103 Millionen km² erhält er das Wasser von 51 % der Landoberfläche; außerdem hat er ausgedehnte flache Abschnitte, besonders in seiner nördlichen Hälfte, wo 26 % seiner Ausdehnung innerhalb der 100 Faden-(182 m-)Linie liegen und nur 40 % tiefer als 1000 Faden (1820 m) sind. Der Indo-Pazifik-Antarktik dagegen wird fast nur von Asien aus vorsorgt; bei 265 Millionen km² wässern nur 27 % der Erdoberfläche in ihn ab; am geringsten ist der Ost-Pazifik mit Flußwasser versorgt; hier versagt diese Quelle der „Düngung" ganz.

Darin liegt wohl eine der Ursachen für die Armut des östlichen Pazifik an Leben. Dazu kommt, daß seine gewaltige Tiefe (fast drei Viertel sind über 3600 m tief), das Fehlen eines Kontinentalplateaus an der amerikanischen Westküste und die geringe Küstengliederung ebenfalls einen Mangel an Düngung zur Folge haben. So hat denn das Wasser des Pazifik den geringsten Gehalt an Stickstoffverbindungen. Das Oberflächenwasser enthält in 1 m³ im

Atlantik:	Nitratstickstoff	102 mg (88 mg),	Ammoniakstickstoff	47 mg (46 mg)
Indik:	„	119 mg (77 mg),	„	52 mg (43 mg)
Pazifik:	„	69 mg (66 mg),	„	46 mg (50 mg)

wobei die eingeklammerten Zahlen für die Tropen zwischen 24° südl. Br. und 25° nördl. Br. gelten. Daher ist dieser Teil des Weltmeers wohl am wenigsten reich an Leben; nur die Auftriebwässer an den Küsten bewirken stellenweise reichere Bevölkerung. Die ärmsten Ausbeuten des „Challenger" stammen von der Strecke zwischen Japan und Valparaiso. Al. Agassiz[17]) war „enttäuscht bezüglich des Reichtums der Tiefseefauna" und „sehr überrascht durch die Armut der Oberflächenfauna" und fand beide im scharfen Gegensatz zu der Lebensfülle, die man im Golf von Mexiko oder im Hauptlauf des Golfstroms am Florida-Riff trifft; er bezeichnet die Gebiete des Mittel-Pazifik geradezu als „barren grounds". Der westliche Pazifik dagegen, in den die großen ostasiatischen Ströme münden, mit ausgedehnten flachen Meeresteilen und ausgiebiger Küstenbildung, ist weit reicher an Leben. Mitsukuri[18]) bezeichnet das Plankton des japanischen Mittelmeers zwischen Nipon und Shikoku als das quantitativ reichste, das er kennt, und Doflein[19]) gibt anschauliche Schilderungen von dem Tierreichtum der japanischen Ostküste. Die Fischerei an der japanischen und einem Teil der chinesischen Küste gehört zu den ertragreichsten auf der ganzen Erde.

Im Indik ist die Versorgung mit Flußwasser durch die wasserreichen südasiatischen Ströme und die große Küstenentwicklung im Inselmeer förderlich für den Reichtum an Leben. Vom Inselmeer berichten denn auch Kükenthal, Chun, Weber u. a. über reiche Oberflächen- und Bodenfauna. Dagegen findet Chun[20]) zwischen den Seychellen und der ostafrikanischen Küste die Oberfläche an Tierleben arm, kristallklares, an schwebenden Formen armes Wasser.

Hier sei noch einer für die Düngung des Meeres nicht unwesentlichen Tatsache gedacht. In den regenarmen Teilen der Tropen und Subtropen wird dem Meere beständig eine große Menge Dungstoffe dadurch entzogen, daß die Exkremente der Seevögel dort nicht durch den Regen wieder ins Meer gespült werden, sondern am Lande trocknen und sich zu mächtigen Guanomassen anhäufen, deren Mächtigkeit z. B. auf den Inseln an der chilenischen Küste bis zu 30 m betragen kann. Es ist nicht ausgeschlossen, daß damit die Fruchtbarkeit der benachbarten Meeresteile, besonders wenn es flache, sich selbst versorgende Meeresabschnitte sind, beeinträchtigt werden kann.

Es kann also nicht schlechthin der Satz gelten, daß die Tropenmeere arm, die kühleren und kalten Meere reich an Plankton seien.

Vielmehr verteilt sich das Leben im Meere nach Maßgabe der vorhandenen Düngung und ist damit von einer Reihe von Einzelbedingungen abhängig, die sich von Ort zu Ort ändern und auch zeitlichem Wechsel unterliegen können.

Von den im Meerwasser gelösten Stoffen hat für das Tierleben der Sauerstoff eine große Bedeutung. Die absolute Menge der im Wasser gelösten Gase ist bei niederer Temperatur größer als bei höherer und nimmt daher vom Pol gegen den Äquator ab. In 1 l Meerwasser von 35 ‰ Salzgehalt kann bei 0^0 8,03 cm^3, bei 25^0 nur 4,93 cm^3 Sauerstoff gelöst enthalten sein. Die oberflächlichsten Schichten ersetzen verbrauchten Sauerstoff beständig durch Absorption aus der Atmosphäre, und die Wellenbewegung sorgt für seine Verteilung in geringere Tiefen. Innerhalb der durchlichteten Schicht kommt als wichtige Sauerstoffquelle die assimilatorische Tätigkeit der Pflanzen hinzu. Die Pflanzen sind in polaren Gegenden wegen der geringeren Tiefenerstreckung der durchlichteten Schicht mehr an der Oberfläche zusammengedrängt, und daher ist ihre Sauerstoffproduktion hier reichlicher, während sie in den Tropen weiter in die Tiefe reicht.

In den großen Tiefen des Weltmeers, mit ihrem von den Oberflächenschichten der höheren Breiten herkommenden kalten Wasser, ist der Sauerstoffgehalt nur wenig unter der Norm. Wo ein solcher Unterstrom kalten Wassers fehlt, da tritt in der Tiefe Mangel an Sauerstoff und Anhäufung von Kohlensäure ein, wie stellenweise im Mittelmeer; Natterer fand im Bodenwasser aus 3700 m Tiefe nur 2,64 cm^3 O_2 in 1 l, an anderen Stellen bei 1005 m 3,85 cm^3, bei 1210 m 4,60 cm^3. Deshalb sind die Tiefen des Mittelmeers an vielen Stellen, besonders in den östlichen Teilen, arm an Leben. Immerhin ist im Mittelmeer an einzelnen Stellen (Ägäisches Meer, südliche Adria, nördliches Balearenmeer) lebhafter Abstieg von Wassermassen von der Oberfläche in große Tiefen beobachtet worden[21]), so daß auch hier eine Sauerstoffversorgung der Tiefe nicht ganz fehlt. Auch in den tiefen Mulden der Ostsee (Bornholmtiefe, Danziger Bucht, Gotlandtiefe) stellt sich infolge der Stagnation des Wassers Sauerstoffmangel ein, der eine Abnahme der Artenzahl an diesen Stellen zur Folge hat[22]).

In manchen Meeresabschnitten, wo bei reichlichem Tierleben an der Oberfläche das Wasser in der Tiefe stagniert, tritt dort ein solcher Mangel an Sauerstoff ein, daß der bei der Zersetzung der Organismenleichen am Boden entstehende Schwefelwasserstoff nicht mehr oxydiert werden kann und sich im Wasser anhäuft. Am Boden von abgeschlossenen Buchten, Lagunen oder Hafenbecken sammelt sich Faulschlamm an, der von Schwefelwasserstoff durchtränkt ist, so z. B. im Hafen von Neapel oder in der Großen Fischbai an der Westküste Afrikas. Bodenleben wird da spärlicher; nur die widerstandsfähigsten Formen halten da aus, z. B. im Neapler Hafen der Röhrenwurm *Spio fuliginosus*. Dort aber, wo das Bodenwasser sich mehr und mehr mit Schwefelwasserstoff erfüllt hat, fehlt alles Leben, mit Ausnahme von anaëroben Bakterien. Die Tiefen des Schwarzen Meeres enthalten von 180 m abwärts zunehmende Mengen dieses giftigen Gases, bis zu

9,58 cm^3 in 1 l. In dem See Mogilnoje (Murmanküste) reicht der Gehalt an Schwefelwasserstoff vom Boden bis etwa 13 m unter der Oberfläche[23]). Auch am Boden der norwegischen Schwellenfjorde und der Austernpolls an der norwegischen Küste, d. h. mäßig (bis 30 m) tiefer Salzwasserbecken, die mit dem Meere durch einen flachen Kanal verbunden sind, häuft sich während des Sommers Schwefelwasserstoff an, wird aber durch die winterliche Umlagerung der Wasserschichten wieder entfernt. Wenn starke Stürme oder Erschütterungen, auch gelegentlich vordringende Strömungen den Boden solcher Gewässer aufwühlen, kann sich das Giftgas in oberflächliche Schichten verbreiten und die Bewohner derselben töten. Bei Ganzini nahe Messina starb im Sommer 1911 die ganze *Mytilus*-Kultur ab, weil der Schlamm durch eine Strömung aufgewühlt wurde[24]), und von der Großen Fischbai wird mehrfach über große Fischsterben berichtet. In den norwegischen Polls kann, wenn eine Eisdecke lange Zeit den Sauerstoffzutritt verhindert, der Schwefelwasserstoff bis in die obersten Schichten dringen, zum Verderben der Austern, die dort in Körben gehalten werden[25]).

Literatur.

1) R. v. Ritter-Záhony in *Erg. Plankton-Exp. 2 He, S. 21. — **2**) N. Knipowitsch nach Zool. Cbl. 15, S. 418 ff. — **3**) A. F. Marion, Ac. sc. Marseille 1885. — **4**) F. Dechow, Die Bodentiere des Kaiser-Wilh.-Kanals. Diss. Kiel 1920. — **5**) *G. Pfeffer, Versuch, S. 48 ff. — **6**) *v. Jhering, Archelenis, S. 520 f. — **7**) J. Murray and R. Irvine, Proc. Roy. Soc. Edinburgh 17, S. 79 ff. — **8**) G. Pruvot, Année biol. 2, S. 565 f. — **9**) C.R. 3. Congr. Int. Zool. Leyde, S. 99—111. — **10**) Nature 90, S. 373. — **11**) K. Brandt, Wiss. Meeresunters. N.F. Kiel 4, S. 213—249; 6, S. 25—79; 18, S. 185—429; K. Brandt in *Festschr. Komm. Unters. Meere, S. 7—33. A. Nathanson, Abh. Sächs. Ges. Wiss. m.-ph. Kl. 29, S. 355. — **12**) A. Puff, Das kalte Auftriebwasser usw. Diss. Marburg 1890, S. 56 ff. u. 93 f. — **13**) B. Brandt, Naturwiss. 8, S. 286 f. — **14**) *Darwin, Werke 1, S. 274 ff. — **15**) Brandt in *Festschr. Komm. Unteıs. Meere, S. 27. — **16**) K. Brandt, Wiss. Meeresunters., Kiel 18, S. 192 f. u. 331. — **17**) Bull. Mus. Comp. Zool. 21, S. 185 ff. Petermanns Mitt. 46, S. 72. — **18**) Proc. 4. Int. Congr. Zool. Cambridge, S. 109. — **19**) *Ostasienfahrt, S. 182 ff. — **20**) *Tiefen des Weltmeers, S. 449. — **21**) C. F. Drechsel, C.R. 9. Congr. Int. Zool. Monaco, S. 123—129. — **22**) J. Reibisch, Verh. D. Zool. Ges., S. 233. — **23**) N. Knipowitsch, Bull. Ac. Sc. St. Pétersbourg 3, Nr. 5, S. 459—473. — **24**) J. Wilhelmi, Mitt. Prüfungsamt f. Wasserversorgung, Heft 16, S. 160. — **25**) B. Helland-Hansen, Int. Rev. Hydrob. 1, S. 570.

XII. Die Lebensgebiete des Meeres.

Die mannigfachen Verschiedenheiten der Lebensbedingungen, die in verschiedenen Teilen des Meeres herrschen, bewirken entsprechende Unterschiede in den Anpassungen der Bewohner. Daher kommt es, daß die Tiergemeinschaften, die man zusammen den gleichen Lebensbedingungen ausgesetzt findet, trotz ihrer Zugehörigkeit zu ganz verschiedenen Gruppen des Systems, durch eine Menge adaptiver Ähnlichkeiten in Bau und Lebensweise untereinander verbunden sind, was ihrer Gesamtheit gemeinsame Züge gibt. Solche Gemeinsamkeiten treten um so deutlicher hervor, je zahlreicher die Anpassungen sind, die für das Leben unter den betreffenden Bedingungen erforderlich sind. Am vermutlichen Ausgangspunkt der Lebensentwicklung, in den Küstengebieten warmer Meere, wo alle Bedingungen optimal sind, ist der Spielraum für die Organisationen am größten; hier ist gleichsam alles gestattet, alle Baupläne kommen vor, und jeder wieder in einer Fülle besonderer Aus- und Umbildungen, so daß die Menge der Arten geradezu verwirrend ist. Aber jede Wandlung der Lebensbedingungen zum Ungünstigen, zum Pejus, bringt Einschränkungen mit sich, und diese verschärfen sich gegen die Extreme hin. Die durch die Pejusbedingungen bewirkte Auslese ist schließlich am schärfsten im Litoral polarer Meere und in der Tiefsee, in Brackwassermeeren und in Spritztümpeln. An solchen Stellen vermindert sich die Artenzahl, und die Mannigfaltigkeit der Baupläne nimmt ab.

Im Lebenskreise des Meeres stehen sich zunächst zwei Hauptbezirke gegenüber, der Meeresboden und das freie Meer, oder das Benthal und das Pelagial (Abb. 16). Beide zerfallen in vertikaler Richtung in zwei Stufen, eine durchleuchtete und eine lichtlose. Die durchleuchtete Stufe wird als das litorale, die lichtlose als das abyssale Ben-

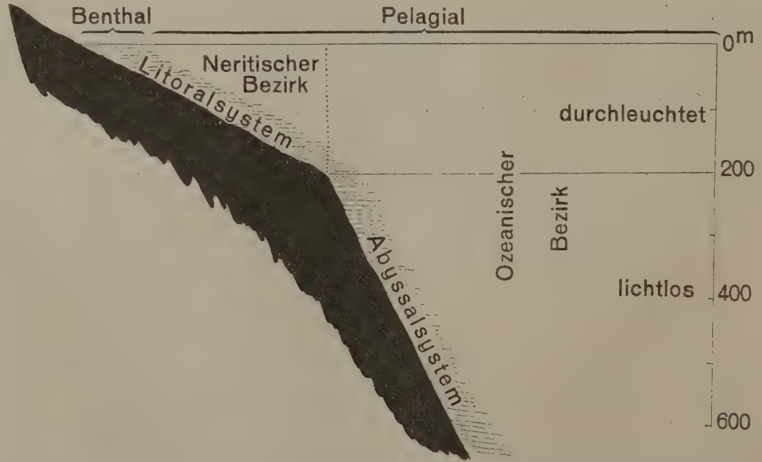


Abb. 16. Einteilung des Lebenskreises Meer. Nach G. Pruvot. Für Litoral- und Abyssalsystem wird hier Litoral- und Abyssalstufe gebraucht.

thal bezeichnet; ihre Grenze ist nicht scharf und wird im Mittel auf 200 m angesetzt; sie fällt an der Ostküste des Atlantik mit dem steileren Abfall des Bodens am Rande des Kontinentalschelfs zusammen. An manchen Stellen kann von einem flachen Litoral nicht die Rede sein, und der Boden senkt sich steil in die Tiefe; auch hier muß man die belichtete Stufe als litorale bezeichnen. Im Litoral werden nach der Steilheit des Abfalls und nach der Bodenbeschaffenheit zwei Lebensbezirke unterschieden: Flachstrand, meist mit mehr oder weniger lockerem Untergrund, und Steilufer, mit felsigem Untergrund. Jeder der beiden Bezirke weist eine Anzahl Modifikationen in der Beschaffenheit des Untergrunds und im Bewuchs auf, die Biotope: z. B. Kiesstrand, Sandstrand, Schlammstrand, Felsufer, Korallenufer u. a. Im Pelagial ist der Teil, der über dem Litoral liegt, als neritischer Bezirk gegen den ozeanischen Bezirk zu sondern, der über größeren Tiefen liegt und diese in sich begreift. Besondere Biotope im Pelagial werden durch die Bewegungen des Wassers bedingt: Strömungen und Kalmen.

1. Das Benthal.

Die grundlegende Verschiedenheit in der Lebewelt des Benthals und des Pelagials beruht auf der Notwendigkeit für die Bewohner des offenen Wassers, sich ohne Unterlage dauernd im Wasser schwebend zu erhalten. Zwar kann ein Tier, das dies vermag, sich häufig auch auf dem Boden bewegen oder dort ruhen. Aber die Bodentiere können nicht umgekehrt dauernd im freien Wasser schweben, selbst wenn sie sich für längere oder kürzere Zeit vom Boden erheben und im freien Wasser schwimmen können, wie die Pilgermuschel (*Pecten jacobaeus*) oder der Himmelsgucker (*Uranoscopus*). Schon daraus ergibt sich, daß sich die Grenze zwischen der Bewohnerschaft von Benthal und Pelagial nicht ganz scharf ziehen läßt. Ja wenn man die Bedingung des dauernden Schwimmens zu scharf betont, müßte man Fische wie die Makrelen (*Scomber*) für nur bedingt pelagisch erklären; denn höchst wahrscheinlich ruhen sie zu bestimmten Jahreszeiten (Dezember bis Februar) am Boden des Meeres aus von den Anstrengungen des ununterbrochenen Schwimmens. Immerhin ist die Unterscheidung zwischen Bodenfauna und Freiwasserfauna doch eine ganz naturgemäße, selbst wenn die gleiche Tierart zeitweilig der einen und dann wieder der anderen angehört.

Zur Tierwelt des Meeresbodens, zur benthonischen Fauna oder, wie man kurz sagt, zum Benthos, werden also alle Tiere gerechnet, die entweder lange Zeit ohne Unterbrechung am Boden leben oder doch für ihr Leben ständig auf den Boden angewiesen sind. So gehört der Tintenfisch *Sepia* zur Bodenfauna, obgleich er längere Zeit schwimmen kann; die Seebarbe (*Mullus barbatus*) gehört dazu, weil sie für ihre Ernährung völlig auf den Meeresboden angewiesen ist. Man könnte im Zweifel sein, ob man die geschickt schwimmenden Lippfische (Labriden) zur Bodenfauna rechnen soll, weil sie zum Schlaf vielfach (*Coris, Julis, Crenilabrus*) am Boden ruhen und zum Teil auch am Boden ihren

Laich bewachen (*Labrus* ♂); ihre Nahrung jedoch finden sie im freien Wasser.

Innerhalb dieses Hauptbezirks, des Benthals, bewirkt naturgemäß die verschiedene Beschaffenheit des Meeresbodens wesentliche Unterschiede in den Lebensbedingungen. Der Untergrund kann locker oder fest sein, mit allerhand Übergängen. Lockerer Boden kann als grober oder feiner Kies, als Sand oder Schlamm auftreten; im bewegten Wasser wird solcher Untergrund selbst mitbewegt. Wirklich fester Grund, Felsgrund, ist andererseits nur an steilen Abfällen und in lebhaft bewegtem Wasser vorhanden, also hauptsächlich an den Küsten, besonders den Steilküsten, nur selten in größeren Tiefen bis selbst gegen 1000 m; im ruhigen Wasser dagegen lagern sich beständig Sinkstoffe dem Boden auf und können sich halten, selbst bei langsamer Strömung des Bodenwassers.

Andererseits ergeben sich Unterschiede in der benthonischen Tierwelt je nach den Verhältnissen der Belichtung und der Wasserbewegung. Die Durchleuchtung ist ganz, die Wasserbewegung in der Hauptsache an die oberflächlichen Schichten gebunden; nach der Tiefe zu nehmen sie stufenweise ab, und zwar die Belichtung ausnahmslos in regelmäßigen Abstufungen, während für die Wasserbewegung im allgemeinen zwar ähnliches gilt, aber durch vielerlei kosmische und terrestrische Einflüsse sich zahlreiche Besonderheiten ergeben.

So kommt man dazu, den Meeresboden nach der Durchleuchtung in zwei übereinander liegende Stufen zu sondern: den belichteten Meeresboden oder Uferbezirk, litorales Benthal oder kurz Litoral genannt, und den lichtlosen Meeresboden, das abyssale Benthal. Das litorale Benthal kann man wieder in zwei Unterstufen scheiden, das Litoral im engeren Sinne oder Eulitoral bis zur Grenze reichlichen Pflanzenwuchses bei 40—60 m Tiefe, und das Sublitoral von da bis zum Rande des Festlandssockels, dessen Abfall in den europäischen Meeren etwa mit der 100-Faden-Linie oder mit Pruvots 200-Meter-Linie zusammenfällt. Im abyssalen Benthal sollen hier mit Pruvot[1]) keine weiteren Stufen unterschieden werden; es kämen höchstens Temperaturstufen in Betracht.

Die Abstufung des Litorals nach der Wasserbewegung ergibt drei übereinander gelagerte Stufen. Die oberste ist die Gezeitenstufe, die nach oben durch die Flutlinie, nach unten durch die Ebbelinie begrenzt wird; ihr folgt als zweite Stufe das Flachwasser, so weit als die Wellenbewegungen noch deutlich wahrnehmbar sind, und darunter dann das Stillwasser, ohne stärkere Bewegung. Die Tiefe dieser Stufen ist in verschiedenen Gegenden verschieden. An der europäischen Westküste gegen das Weltmeer zu beträgt der Unterschied zwischen dem Meeresspiegel zur Ebbe- und zur Flutzeit, die Fluthöhe, gegen 2 m; im Mittelmeer beträgt sie im Mittel nur 0,35 m; wo dagegen trichterförmig verengte Buchten die anstürmende Flutwelle einzwängen, ist die Fluthöhe erheblich größer, so bei Chepstow im Bristolkanal oder in der Magelhãesstraße 11,6 m, bei Granville (Westküste der Normandie) 12,4 m,

in der Tiefe der Fundybai (Neu-Schottland) sogar bis 15,4 m. Auch die obere Grenze des Stillwassers verschiebt sich je nach den örtlichen Verhältnissen. Über dem Litoral läßt sich noch ein Supralitoral unterscheiden, die Spritzzone, deren Bewohnerschaft aus Meeres- und Lufttieren gemischt ist und wieder besonderen Bedingungen unterliegt.

a) Die Bodenfauna des Küstengebiets (des litoralen Benthals).

Die Bodenfauna des Küstengebiets erscheint als die gemeinsame Mutter aller anderen; von ihr stammen die übrigen Teilfaunen des Meeres sowie des Süßwassers ab, vom Küstengebiet ging die Besiedlung der anderen Meeresabschnitte aus. Sowohl die Bodenfauna der Tiefsee wie die Tierwelt des freien Wassers sind nichts als Spezialisierungen, die sich von jener durch besondere Anpassungen ableiten. Das Leben am Boden im Küstengebiet, in einiger Tiefe, erfordert die wenigsten Anpassungen an die physikalischen Bedingungen. Hier sind daher alle Gruppen der Meerestiere vertreten, dagegen fehlen im Pelagial sehr viele Gruppen ganz, andere sind nur durch wenige sehr aberrante Formen vertreten, wie Echinodermen und Muscheln. Die pelagischen Tiere sind durchweg von Ufertieren abzuleiten und unterscheiden sich durchweg von ihnen durch ihre Schwimmorgane und Schwebeeinrichtungen; besonders deutlich ist das für die pelagischen Nesseltiere (Medusen) mit ihren festsitzenden Jugendstadien; von Würmern kommen nur hochspezialisierte Formen im freien Wasser vor; die pelagischen Schnecken, die Schwimm- und Flügelschnecken (Heteropoden und Pteropoden) sind offensichtlich abgeleitete Formen, und pelagische Fische konnten erst nach „Erfindung“ der Schwimmblase allgemeiner auftreten. Die Bodentiere der Tiefsee aber konnten dorthin nicht eher einwandern, ehe nicht pelagische Lebewesen, Pflanzen wie Tiere, Nahrung für jene abyssalen Tiefen lieferten.

Im Litoral ist denn auch das Tierleben des Meeres nach Arten- wie nach Stückzahl am reichsten ausgebildet. Die Schleppnetzzüge des Challenger lieferten bei Tiefen von über 1800 m selten mehr als 10—15 Stück einer Art; in etwa 900 m wurden Hunderte von Stücken einer Art z. B. von Holothurien oder Pycnogoniden erbeutet und bei nahezu 180 m Tiefe an der Festlandsküste gelangten ungeheure Stückzahlen der gleichen Art in die Schleppnetze[2]). Die Artlisten aber zeigen fast ebenso große Unterschiede nach Tiefenstufen wie die Stückzahlen. Die Differenzierung der Tiergruppen in zahlreiche Arten, die für das Litoral auffällt, wird durch den großen örtlichen Wechsel der Lebensbedingungen und die vielfache Isolationsmöglichkeit an diesem Wohnplatz begünstigt. Gerade Inselgebiete mit ihrer ungeheuren Küstenentwicklung bieten die reichste Ausbildung der Litoralfauna. So sind die litoralen Selachier[3]) nirgends so artenreich vertreten wie im Inselmeer des Indik (malayische und indische Provinz mit je 33 Arten). Auch die Meeresmollusken sind in der indopazifischen Region bei weitem am reichsten entwickelt; die der Philippinen werden auf nahezu 6000 Arten geschätzt, und nicht minder weisen die westindischen Inseln

eine Fülle von Arten auf. Obgleich nur 7% der gesamten Meeresoberfläche innerhalb der 180-Meter-Linie liegt, ist doch bei weitem die Überzahl der benthonischen Tierarten und weit mehr als die Zahl der pelagischen Arten auf dem schmalen Küstenstreifen vereinigt.

Eine gemeinsame Kennzeichnung des Küstengebietes, sowohl nach den dort herrschenden Lebensbedingungen, wie nach der hiervon abhängigen tierischen Bewohnerschaft, ist überaus schwierig. Bei der großen Ausdehnung des Gebiets in die Tiefe, von der Oberfläche bis zu etwa 200 m Tiefe, sind in den einzelnen Stufen die Verhältnisse der Durchleuchtung, der Temperatur, der Wasserbewegung und der Sauerstoffversorgung sehr verschieden, und die große Zahl der beeinflussenden Faktoren wirkt in so wechselnden Zusammenstellungen, daß eine überraschende Mannigfaltigkeit der Gesamterscheinungen auftritt. Nur in einer Richtung erscheint eine naturgemäße Einteilung leicht möglich, nämlich auf Grund der Beschaffenheit des Untergrunds: der bewegliche, mehr oder weniger weiche Untergrund unterscheidet sich in seinem Einfluß auf die Lebewelt in vielen Beziehungen wesentlich vom harten, felsigen Untergrund.

Von der Ebbelinie abwärts beginnt am Meeresboden ein reiches Pflanzenleben, das ebenso wie das Tierleben wesentlich vom Untergrund beeinflußt wird. Wo der Untergrund tonig oder sandig ist, da können Blütenpflanzen ihre Wurzeln in den Boden senken und durch sie die ihnen notwendigen Salze aufnehmen; wo dagegen der Untergrund hart ist, da wird eine solche Arbeitsteilung zwischen Wurzeln und Blättern unmöglich, und der Bewuchs besteht nur aus Algen und Tangen. Auch danach empfiehlt es sich also, den Bezirk der Küste mit lockerem Untergrund von jenem der Felsküste gesondert zu betrachten.

a) Litoral mit lockerem Untergrund.

Die Küstenabschnitte mit Sand- oder Schlammboden sind an geschützten Stellen von der Ebbelinie abwärts mit „Seegras" bewachsen, d. h. mit Pflanzen aus der Familie der Potamogetonaceen, die in verschiedenen Gattungen auftreten, im Nordatlantik *Zostera*, im Mittelmeer *Posidonia* und *Cymodocea*, im Roten Meer neben letzterer auch *Halodule* und *Halophila*. Die Pflanzen fehlen dort, wo zu starker Wellenschlag die Sandmassen aufwühlt und verlagert. Diese „Seegraswiesen" reichen verschieden weit in die Tiefe, im allgemeinen wohl in Abhängigkeit vom Eindringen genügender Lichtmengen; *Zostera* reicht im Limfjord (Jütland) nur bis 5 m Tiefe, im Atlantik bis 10—40 m, *Posidonia* im Mittelmeer 8—10 m, ja sogar 20 m tief.

In diesen Pflanzendickichten entwickelt sich ein überaus reiches Tierleben. Die Tiere finden hier Versteck oder Unterlage zum Anheften und reiche Sauerstoffmengen. Vielen bietet das Seegras auch Nahrung, aber weniger durch sein lebendes Gewebe, als durch die zerfallenden Trümmer, den Detritus, der aus ihm entsteht und der durch die Wasserbewegung auch in die Umgegend verbreitet wird[4]. Aber nicht nur auf Blättern und Stengeln der lebenden oder zerfallenden Pflanzen

festgeheftet, sondern auch zwischen den Pflanzen schwimmend oder am Boden kriechend, im Untergrund grabend und im Wurzelgewirr Schutz suchend, halten sich die Bewohner der Seegraswiesen auf.

Leitformen dieses Biotops sind die kleinen Gehäuseschnecken der Gattung *Rissoa*, die oft in großer Zahl die Seegrasblätter bedecken, und Hinterkiemer wie *Acera bullata*, dazu andere Gehäuse- und Nacktschnecken; sie fressen hauptsächlich den Algenbewuchs und die Schleimbedeckung alter *Zostera*-Blätter. Im Algenbewuchs lebt eine Mikrofauna von Protozoen, Nematoden und Copepoden. An die Blätter heften sich die zierlichen Stöckchen der Hydroidpolypen, kleine Aktinien und die seltsame festsitzende Meduse *Lucernaria* an; hier finden sich auch die polypenartigen Generationen (Scyphistomen) der Quallen *Aurelia* und *Cyanea*. Auch Seescheiden (Ascidien) in Einzelformen wie in kolonialen Stöckchen sitzen auf Seegrasblättern, z. B. *Ciona* bzw. Clavelliden. Im Dickicht des Seegrases treiben sich massenhaft Krebstiere herum, Flohkrebse und Asseln, Mysideen und Garnelen. Zwischen dem Wurzelwerk und am Boden halten sich Strudel-, Schnur- und Ringelwürmer. Auch einige Muschelarten siedeln sich im unmittelbaren Genuß des Seegrasdetritus hier an. Wo die Menge der Friedtiere so groß ist, finden sich natürlich auch die Räuber zahlreich ein. Der Seestern *Asterias* jagt Muscheln und Schnecken, die Strandkrabbe *Carcinus* findet mancherlei Beute. In den Posidonienwiesen des Mittelmeers trifft man auch größere Raubschnecken, wie *Murex* und *Tritonium*. Der Nahrung wegen finden sich auch viele Fische hier ein. Ständige Gäste der Seegraswiesen sind die sonderbaren brutpflegenden Seenadeln (z. B. *Nerophis*, *Syngnathus*), die in Farbtönen und Haltung mit den Blättern so sehr übereinstimmen, daß sie nur schwierig aufzufinden sind; an den gleichen Stellen leben im Mittelmeer auch ihre Verwandten, die Seepferdchen (*Hippocampus*); dazu kommen *Gobius* und *Blennius*, in der Ostsee auch der gemeine Stichling (*Gasterosteus aculeatus*). Im Ozean graben dort Hummer und *Portunus* Höhlen, wo sie, zusammen mit dem Meeraal (*Conger*), wohnen. Schließlich sind die Dickichte auch beliebte Laichplätze für viele Fische und für den Tintenfisch *Sepia* sowie der Futter- und Zufluchtsplatz der Jungfische.

Wo aber im Gebiete des Eulitorals keine Pflanzen für das Tierleben Schutz und Versteck gewähren, da sucht auf lockerem Grunde eine überraschende Menge von Tieren diesen Schutz dadurch zu gewinnen, daß sie sich in den Untergrund mehr oder weniger tief einbohren und dort meist ziemlich auf der gleichen Stelle bleiben, zum Teil aber auch, wenn auch langsam, herumwandern. Tiere aus den verschiedensten Gruppen haben sich dieser Lebensweise angepaßt und dadurch eine gewisse Gemeinsamkeit in ihren Lebensverhältnissen bekommen.

Die große Mehrzahl dieser Sandbewohner nährt sich von zerfallenden organischen Massen, von Detritus, der von Seegräsern und anderen Pflanzen, aber auch von verendeten Tieren stammt. Diesen Detritus nehmen manche von ihnen einfach mit dem Sande auf, dem er reichlich beigemengt ist, ähnlich wie die Regenwürmer die organische

Substanz, von der sie leben, mit der Ackererde aufnehmen, so der Sandpier (*Arenicola*), der Eichelwurm (*Balanoglossus*), die Herzigel (*Echinocardium* u. a.); teils aber gewinnen sie ihn in reinerem Zustande als Strudler durch Erzeugung eines Wasserstroms, der ihnen die durch die Wasserbewegung fein im Wasser verteilten schwebenden Detritusteilchen zuführt, so z. B. Amphioxus und viele Muscheln; andere Muscheln,



Abb. 17. *Scrobicularia piperata*, Pfeffermuschel, im Sande; der Einfuhrsipho ist nach links, der Ausfuhrsipho ins freie Wasser gerichtet. In Anlehnung an Meyer u. Möbius.

wie *Scorbicularia* (Abb. 17), saugen, mit ihrem langen Einfuhrsipho herumtastend, den oberflächlich auf dem Sande abgelagerten Detritus ein.

Für die Sandbewohner ist die Frage der Atmung von besonderer Wichtigkeit. Die Muscheln und der Amphioxus erhalten den Sauerstoff mit dem zugestrudelten Wasser, das ihnen die Nahrung zuführt. Der Herzigel (*Echinocardium*, Abb. 18) bewirkt durch Stachelbewegung einen Wasserstrom, der von der Oberfläche des Sandes zu ihm gelangt durch eine schlotartige Röhre, die er mit Hilfe besonders umgebildeter Schwellfüßchen sorgfältig offen hält. Der Seestern *Astropecten* trägt längs der Arme eine Anzahl kleiner Stacheln, deren zitternde Bewegung das Wasser an seiner Oberfläche umtreibt. Der Sandpier (*Arenicola*, Abb. 19) besitzt zu beiden Seiten seines mittleren Körperabschnitts reich verästelte

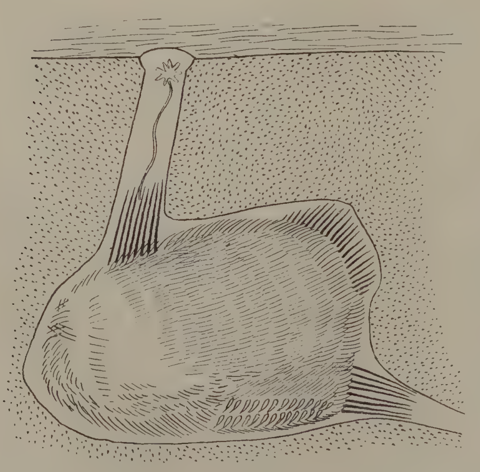


Abb. 18. *Echinocardium caudatum*, Herzigel, im Sand; der Atemkamin, in den eine aus Stacheln gebildete Röhre und ein „Pinselfüßchen“ hineinragt, ist durch Sekret gefestigt. Nach J. v. Uexküll.

büschelförmige Kiemen in segmentaler Anordnung, durch deren große Oberfläche das hämoglobinhaltige Blut den spärlichen Sauerstoff der Umgebung möglichst gründlich aufnimmt. Eigenartige Atmungseinrichtungen besitzen die im Sande grabenden Spitzmundkrabben (Sippe

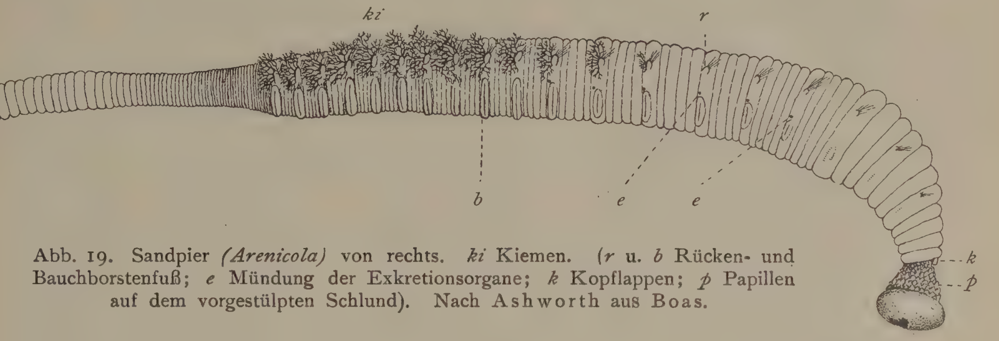
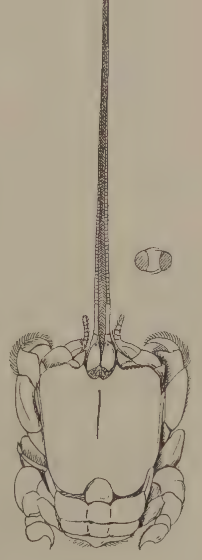


Abb. 19. Sandpier *(Arenicola)* von rechts. *ki* Kiemen. (*r* u. *b* Rücken- und Bauchborstenfuß; *e* Mündung der Exkretionsorgane; *k* Kopflappen; *p* Papillen auf dem vorgestülpten Schlund). Nach Ashworth aus Boas.

Oxystomata); während sonst bei den Krabben das Atemwasser am Hinterrande der Kopfbrust in den Kiemenraum eintritt und nach vorn zu ausgeworfen wird, ist bei ihnen auch die Einatmungsöffnung nach vorn verlegt, an die Stelle, wo der Krebs aus dem Sande vorschaut



Abb. 20. *Calappa granulata*, sandwühlende Krabbe aus dem Mittelmeer, von vorn. Die Pfeile zeigen die Ein- und Ausatmungsöffnungen; rechts und links von den Pfeilspitzen die Augen, unter den Pfeilen die Scherenfüße. Nach Garstang.



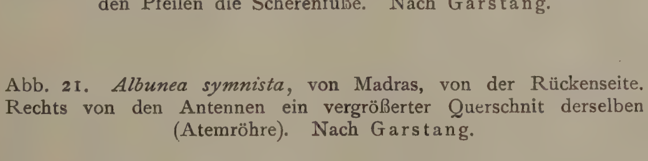


Abb. 21. *Albunea symnista*, von Madras, von der Rückenseite. Rechts von den Antennen ein vergrößerter Querschnit derselben (Atemröhre). Nach Garstang.

Abb. 21.

und das Atemwasser wird durch verschiedenartig vorgebildete Bahnen dem Hinterrande des Kiemenraums zugeleitet, so bei *Calappa* (Abb. 20), *Matula* oder *Ilia*[5]). Bei dem anomuren Zehnfußkrebs *Albunea* (Abb. 21) bilden die beiden großen Antennen zusammen eine lange Atemröhre für die Einfuhr des Atemwassers, so daß der Krebs sich ganz in den Sand einwühlen kann, ohne von seiner Sauerstoffquelle abgeschnitten zu sein.

Die Zahl der so im Sande versteckten Formen ist erstaunlich groß. Manche Seerosen (*Cerianthus*, *Condylactis* u. a.) bauen eine Röhre in den Sand, in die sie sich ganz zurückziehen können. Strudel- und Schnurwürmer (Turbellarien, Nemertinen) verkriechen sich im Sande und können durch ausgelegte Köder, etwa eine Fischleiche, an die Oberfläche gelockt werden. Unter den Ringelwürmern ist an unseren Küsten am wichtigsten der Sandpier (*Arenicola*); die Mündungen seiner Röhren durchbohren oft dichtgedrängt den Boden, und die aus ihnen entleerten, spiralig gewundenen Kothäufchen kennzeichnen bei Ebbe seine Wohnplätze. Neben ihm finden sich im Sande zahlreiche kleinere und größere Ringelwürmer, vor allem die anatomisch wichtigen kleinen borstenlosen Urannneliden (*Polygordius*, *Protodrilus*) und die zahlreichen wenig beweglichen Formen (Terebelliden, Clymeniden, Chloraemiden, Opheliden, Maldaniden u.a.), die man früher als Sedentaria zusammenfaßte und die alle vergleichsweise schwach entwickelte kurze Borstenbündel besitzen, im Zusammenhang mit ihrem Sandbohren. Ein sonderbarer Gesell ist der Eichelwurm (*Balanoglossus*, Abb. 22), eher den Stachelhäutern als den Ringelwürmern verwandt, der in einer U-förmig gebogenen Röhre mit zwei Öffnungen wohnt und ähnliche Kothäufchen wie *Arenicola* an der Oberfläche absetzt.

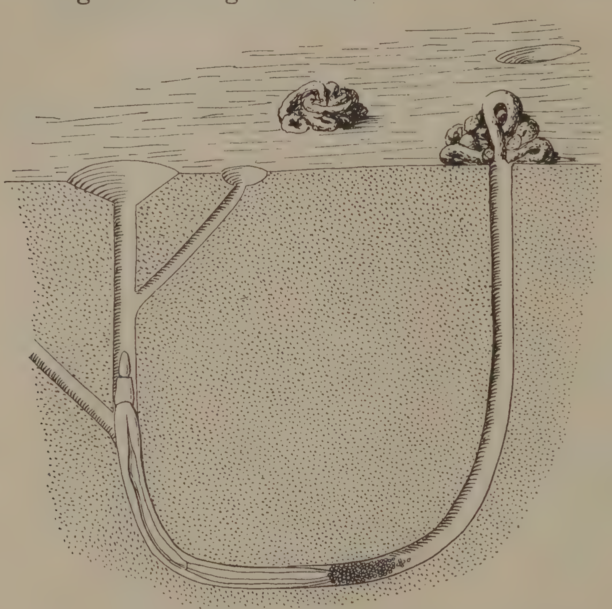


Abb. 22. *Balanoglossus clavigerus* in seiner Wohnröhre (30—60 cm tief) im Sande; Höhe der Kothäufchen 3—6 cm. Nach Stiasny.

Die sandgrabenden Muscheln haben viel Gemeinsames; sie sind durchweg dünnschalig, flach, mit glatter Oberfläche, besitzen einen gut entwickelten Fuß ohne Byssusdrüse und haben Siphonen, d. h. am Hinterende sind ihre verwachsenen Mantelränder zu zwei mehr oder weniger langen, zuweilen verwachsenen Röhren ausgezogen, die die Verbindung mit der Oberfläche herstellen und von denen die ventrale als Einfuhrsipho das Nahrungs- und Atemwasser zuleitet, die dorsale als Ausfuhrsipho das verbrauchte Atemwasser und den Kot nach der Oberfläche entleert (Abb. 17 und 23). Die Siphonen sind konvergente Anpassungen, die sich bei Muscheln verschiedener Verwandtschaftskreise selbständig entwickelt haben in Anpassung an das Leben in Sand und Schlamm; vor der Kreidezeit gab es keine Muscheln mit

Siphonen. In solcher Weise leben im Sande unter anderen die Muschelgattungen *Venus*, *Tellina*, *Donax*, *Cytherea*, *Mactra*, *Tapes*, *Psammobia*, *Scrobicularia*; bemerkenswert ist die Scheidenmuschel *Solen* (Abb. 23) dadurch, daß sie Sandröhren gräbt, die oft 50 cm tief sind und in denen das Tier, das gewöhnlich an der Oberfläche sitzt, bei Beunruhigung verschwindet. Nur die Herzmuschel (*Cardium*), die sich nur oberflächlich in den Sand einwühlt und mit ihrem gewinkelten Fuß Sprünge machen kann, hat im Gegensatz zu den übrigen eine durch Dicke, starke Wölbung und Rippung gefestigte Schale.

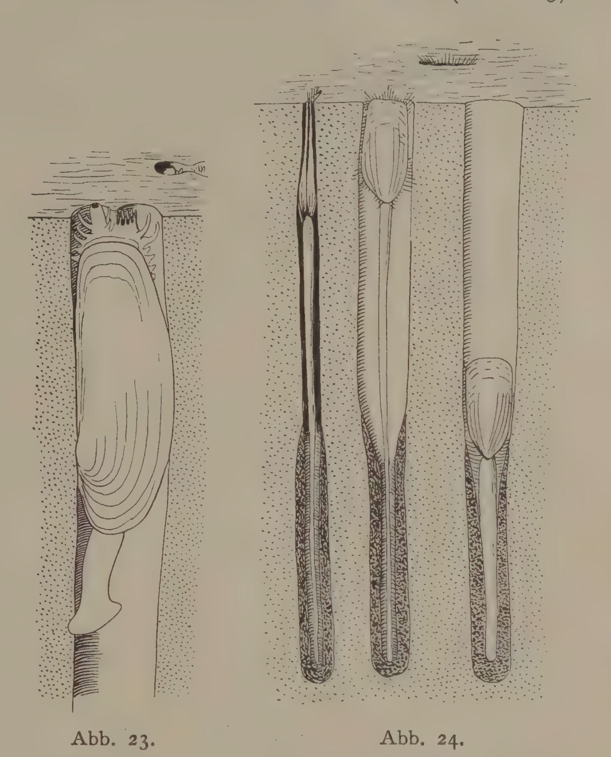


Abb. 23. Abb. 24.

Abb. 23. *Solen pellucidus*, Scheidenmuschel (europäische Meere), im Sand. Vergr. $1^1/_2$ fach. In Anlehnung an Meyer und Möbius.

Abb. 24. *Lingula anatina* in ihrer Sandröhre, von der Seite, von der Fläche und zurückgezogen. Hinten die Öffnung einer Röhre. Nach Ph. François.

Sandbewohner sind auch einige Stachelhäuter. Ganz allgemein halten sich die irregulären Seeigel (*Brissopsis*, *Echinocardium*, Abb. 18, u. a.) im Sande auf, den sie als Nahrung aufnehmen; ebenso sind die Seegurken der Gattung *Synapta* Sandwühler und -fresser, und auch manche Schlangensterne der Gattung *Amphiura* leben im Sande eingegraben. — Sandbewohner ist auch der altertümliche Brachiopode *Lingula* (Abb. 24), der im Eulitoral des Indik und West-Pazifik lebt und mit einem zusammenziehbaren Stiel sich in die Tiefe seiner Höhle zurückziehen kann.

Eine große Menge von Krebsen und Krebschen graben Gänge im Sand, z. B. der Flohkrebs

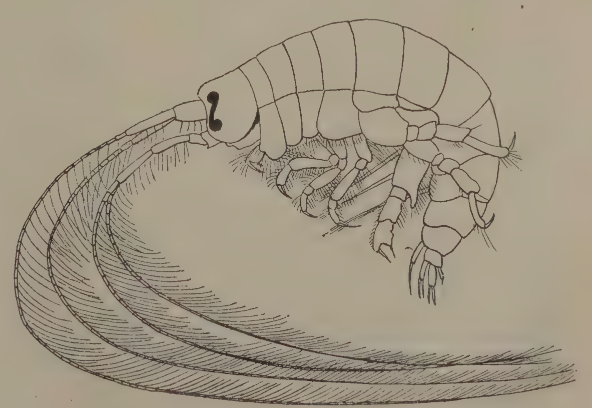


Abb. 25. *Haploops tubicola*. Vergr. 5fach. Nach Della Valle.

Haploops tubicola (Abb. 25), und von den Zehnfüßern die Thalassiniden *Gebia* (Nordsee) und *Callianassa* (Mittelmeer) und die Garnele *Crangon*, der Granat der Ostseeküsten. Dahl erhielt durch Ausgraben des Sandes auf 1 m² Fläche und 30 cm Tiefe im Gezeitengebiet der Elbmündung über 800 Stück Amphipoden (*Bathyporeia*), in der Lübecker Bucht sogar 1750 Stück. Im Sande vergräbt sich tagsüber wenigstens die uralte Gesellschaft der Schwertschwänze (*Limulus*), um bei Nacht auf Raub auszuziehen. — Vor allem aber muß noch des Amphioxus (Abb. 26) gedacht werden, der auch im Sande eingegraben nur mit seiner Mundöffnung an die Oberfläche kommt und von dort mit dem Atemwasser auch die Nahrung bezieht.

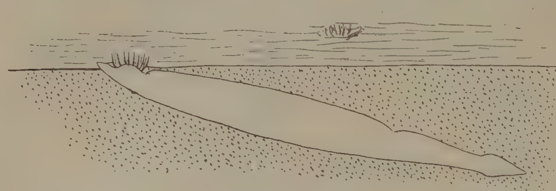


Abb. 26. *Branchiostoma lanceolatum*, Amphioxus, im Sand eingewühlt. Wenig vergrößert.

Aber wie überall, so folgen auch hier die Fleischfresser ihrer Beute. Es findet sich eine Anzahl Räuber ein, die aktiv den Sand durchstreifen in Suche nach Opfern. Der Seestern *Astropecten* sucht im Sande nach kleinen Würmern, Muscheln und Herzigeln. Die Schnecke *Natica* (Abb. 27) kriecht 2—5 cm unter der Oberfläche des Sandes herum und überfällt Muscheln, die sie anbohrt und mit Hilfe ihres Rüssels aussaugt.



Abb. 27. *Natica josephina*, im Sande eine Muschel anbohrend, deren Schalen sie mit den Abschnitten ihres Fußes umfaßt. Nat. Größe. Nach P. Schiemenz.

Auch Fische wissen sich dadurch zu verbergen, daß sie sich teilweise oder ganz in den Sand einwühlen; das sind die Bodenlaurer. Alle haben sie eine abgeflachte helle Unterseite, meist nach oben gerichtete Augen, und vielfach ist auch ihr Maul nach oben gerichtet. Während bei den freischwimmenden Raubfischen die Augen nur wenig beweglich sind und sich ihre Sehfelder nur wenig (10—30°) decken, sind sie bei den Plattfischen und den im Sande lauernden Rundfischen sehr beweglich und ihre Sehfelder überdecken sich um 35—80°, je nach den Arten; dieses binokulare Sehen dürfte ein Entfernungsschätzen ermöglichen, das für das Erfassen der Beute sehr wichtig ist[6]). Allen fehlt eine Schwimmblase; auch bei den Knochenfischen, wo sie sonst allgemein vorkommt, ist sie rückgebildet. Das Petermännchen (*Trachinus*) und der Sterngucker (*Uranoscopus*) sind leidlich tief eingegraben. Die große Menge der Plattfische (Pleuronectiden) liegt dem Boden auf, dem sie sich durch die wunderbare Wandelbarkeit ihres Farbmusters jedesmal im Ton der Färbung anpassen; mit einigen Schlängel-

bewegungen wirbeln sie den Sand auf, der sich dann beim Niedersinken auf die Ränder des Körpers auflegt und ihre Grenzen verdeckt. Von Rochen wühlen sich wenigstens die tropischen Stachelrochen (Trygoninen) in den Sand ein; sonst liegen Rochen und Haie meist einfach auf dem Boden, durch ihre Zeichnung undeutlich gemacht und durch ihren Zähnchenpanzer geschützt.

Von Tintenfischen hält sich *Sepia* gern oberflächlich in Sand oder Schlamm eingegraben, wobei sie, wie die Plattfische, ihre Färbung jedesmal dem Tone der Umgebung anpaßt.

Gegenüber diesen versteckten Sandbewohnern ist die Zahl der Tierformen, die frei auf der Oberfläche des Sandes leben, sehr gering. Hierher gehören zahlreiche Arten Schlangensterne (Ophiuriden), auch einige Seesterne (Asteriden), bei denen dann die Enden der Schwellfüßchen keinen Saugnapf tragen, sondern spitz abgerundet sind. Ferner leben so eine Anzahl fleischfressender Schnecken wie das Wellhorn *(Buccinum)* und die Fischreuse *(Nassa)*. Solche auf dem Sande kriechende Schnecken brauchen wegen der Nachgiebigkeit des Untergrunds eine breite Kriechsohle, im Gegensatz zu Felsbewohnern, denen, besonders im ruhigen Wasser, eine sehr schmale Sohle genügt (Abb. 28). Dazu kommt eine Menge von Krabben *(Portunus, Hyas, Inachus)*; schließlich ist das sandige Litoral die eigentliche Heimat der Einsiedlerkrebse und wird auch in unseren Meeren stellenweise so von ihnen belebt, daß alles davon wimmelt.

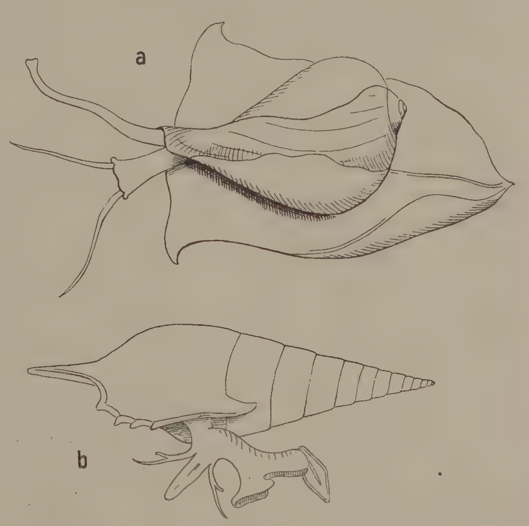


Abb. 28. a *Pirula* sp., mit breitem, abgeflachtem Fuß, lebt auf lockerem Grund dicht unter der Ebbemarke. b *Rostellaria curta* mit schmalem Fuß (Sohle schraffiert), lebt auf festem Grund in 45 m Tiefe. Nach J. Hornell.

Für die Jagd auf die im Sand verborgenen Fische und Kleintiere sind einige Fische aus verschiedenen Gruppen in ähnlicher Weise ausgerüstet mit einem Schnabel, mit dem sie den lockeren Boden wie mit einer Pflugschar durchfurchen: der Hornhecht (*Belone*)[7]) jagt mit dem noch über den langen Oberkiefer verlängerten Unterkiefer die kleinen Sandaale (*Ammodytes*), Ringelwürmer (*Nereis* u. a.) und dergleichen auf, und ähnlich gehen die Hemiramphinen[8]) und Pegasiden auf die Jagd. In gleicher Weise sollen die Sägefische (*Pristis, Pristiophorus*) mit den quergestellten Zähnen ihrer Säge den Boden furchen, um die Beute aufzujagen.

Von Einfluß auf die Bevölkerung des lockeren Bodens ist das Kaliber der ihn zusammensetzenden Teilchen. Grober Sand ist ärmer

an Tieren als feiner. Kies- und Geröllstrand findet sich nur ganz in Küstennähe, an Stellen mit heftiger Wasserbewegung. Da die Reibung der Steine beim Hin- und Herrollen alle Lebewesen abtötet, ist er ganz azoisch. Reich an Tierleben ist dagegen der schlammige Untergrund. Die großen Mengen organischer Stoffe, die von den Flüssen beständig ins Meer getragen werden und hauptsächlich auch die von der reichen Vegetation der Küstenwässer stammenden Detritusmassen haben ein vergleichsweise geringes Übergewicht gegenüber dem Meerwasser; sie sinken daher nur langsam zu Boden, werden von jeder Wasserbewegung wieder aufgewirbelt und kommen erst dort zur Ruhe, wo das Wasser nicht mehr von Wellen und Strömungen bewegt wird. Die obersten Stufen des Litorals sind daher schlammfrei. Die Ablagerung geschieht je nach den Verhältnissen in verschiedenen Tiefen. Im Schutz von küstennahen Inselreihen wie im Wattenmeer, in stillen geschützten Buchten, z. B. in Häfen oder im Grunde der Flußmündungen, wo, unter dem Einfluß des entgegenstehenden Gezeitenstroms aufgestaut, das Wasser täglich zweimal stagniert, häuft sich schon in geringerer Tiefe reichlich Schlamm an. Im Golf von Neapel beginnen die Schlammgründe bei 20 –40 m, im Mergellina-Hafen von Neapel sogar noch viel oberflächlicher. Im freien Meere dagegen kommen die Schlammassen erst in viel größerer Tiefe zur Ruhe; die Schlammlinie (mud line J. Murray's), die auf dem europäischen Festlandsockel die Grenze der Wellenwirkung bezeichnet, liegt durchschnittlich in 180 m Tiefe.

Der Schlamm bietet reichliche Nahrung. Unendliche Mengen von Kleingetier, Protozoen, Nematoden, allerhand Würmer, Scharen kleiner Krebschen (Ostracoden, Amphipoden, Isopoden u. a.) entwickeln sich auf Kosten seines Gehalts an Nährstoffen und dienen ihrerseits wieder anderen Tieren zur Nahrung; Muscheln sind in ihn versenkt; Nacktschnecken und Krebse treiben sich an seiner Oberfläche herum. Als Leitformen der Schlammfacies nennt J. Wilhelmi[9]) für den Golf von Neapel unter anderen: *Plagiostoma girardi* (Strudelwurm); *Audouinia, Arenicola, Capitella capitata, Spio fuliginosus, Spirographis* (Borstenwürmer); *Asterias tennispina* (Seestern); *Bornia corbuloides, Capsa fragilis, Tapes aureus* (Muscheln); *Bulla striata, Doris verrucosa* (Hinterkiemer); *Nebalia galatea, Brachynotus sexdentatus* (Krebstiere); *Botryllus aurolineatus, Ciona* (Ascidien); dazu von Fischen die Meerbarbe (*Mullus barbatus*), den Heringskönig (*Zeus faber*) und den Seeteufel (*Lophius piscatorius*).

Die Schlammbewohner sind im allgemeinen noch zarter gebaut als die Sandbewohner: zerbrechlicher, dünnschaliger, muskelschwächer. Häufig ist bei ihnen eine matte, gelbgraue oder weißliche Körperfarbe, nicht selten Verkümmerung und Verlust der Augen. Die Unterschiede werden vortrefflich gekennzeichnet durch den Vergleich zweier Arten von Spritzwürmern (Sipunculiden), des sandbewohnenden *Sipunculus nudus* und des Schlammbewohners *Phascolosoma vulgare*; bei diesem ist die Haut weicher, die Muskulatur schwächer, die Beweglichkeit geringer, das Nervensystem weniger ausgebildet, der Rüssel länger und schlanker als bei der Sandform[10]).

Die Schlammtiere haben im wesentlichen eine ähnliche Lebensweise wie die Sandbewohner; aber es sind ihrer weniger. Daran trägt der Sauerstoffmangel des Wohnplatzes die Schuld. Die Zersetzungsvorgänge zehren den vorhandenen Sauerstoff auf, vor allem durch Oxydation des entstehenden Schwefelwasserstoffs. Ja wo die Zufuhr frischen Wassers zu gering ist, da nimmt mit der Abnahme von O_2 und der Zunahme von H_2S die Bewohnerschaft des Schlammes mehr und mehr ab; der tiefschwarze homogene Schlamm ohne Sandbeimischung ist meist ohne makroskopische Tiere. Am widerstandsfähigsten erweisen sich manche Muscheln und der Röhrenwurm *Spio fuliginosus*. Andererseits ist Beimischung von Schlamm zum Sand überaus günstig und bewirkt eine reiche Vermehrung der tierischen Bewohner. Die Schlammlinie nahe dem Abfall des Festlandsockels nennt denn auch Murray den „großen Weidegrund" des Weltmeers, zu dem Dorsch und Hering, Makrele und Thunfisch und selbst die Wale hinabsteigen.

Wenn sich auch so eine allgemeine Kennzeichnung der Tierwelt des lockeren Meeresbodens geben läßt, so ist doch auf ausgedehnten Strecken, auf denen weder durch Pflanzenwuchs noch durch Beschaffenheit des Untergrunds die Einförmigkeit des Bodens eine auffälligere Änderung erfährt, das Tierleben nicht gleichartig, sondern ändert sich von Stelle zu Stelle in bemerkenswerter Weise. Es sind daher innerhalb dieses Biotops nebeneinander einzelne Facies unterscheidbar, die unter den gleichen Einzelbedingungen an entfernteren Stellen wiederkehren. Man erkennt eine bestimmte Gesetzmäßigkeit in diesem wechselnden Bilde; besonders scheint ein Zusammenhang der Biocönosen mit der Tiefe des Vorkommens vorhanden zu sein; doch werden andre Ursachen, die noch nicht sicher bekannt sind, mit in Betracht kommen. So hat Stuxberg[11]) im sibirischen Eismeer bestimmte Gebiete nach dem Vorwiegen einer oder weniger Arten unterschieden. Durch vortreffliche Untersuchungen aber hat neuerdings C. G. J. Petersen[12]) in den Meeresteilen um Dänemark 8 Typen von Bodenbiocönosen erkannt und deren Zusammensetzung genau beschrieben; die Abb. 29—32 geben davon eine gute Vorstellung. Die Leitformen der einzelnen Facies gehören zu verschiedenartigen Tiergruppen; es können Muscheln (Abb. 29), Seeigel und Schlangensterne (Abb. 30 und 32) oder Krebstiere (Abb. 31) sein; sie sind auch nicht notwendig die häufigsten Arten der Gemeinschaft. Manche dieser Tiergemeinschaften enthalten eine große Mannigfaltigkeit von Tierarten, bis über 20, andre sind formenarm (nur 6 Arten, Abb. 29). In manchen überwiegt eine Art so stark, daß alle andern gegen sie zurücktreten, z. B. *Amphiura filiformis* (Abb. 30) und vollends *Haploops* (Abb. 31) mit 875 gegen 64 Stücke; wir können eine solche Gemeinschaft als monoton bezeichnen. In andren sind eine Anzahl von Arten annähernd gleich häufig, sie sind gemischt. Diese Facies des vegetationslosen Meeresbodens stehen auch zu der Verbreitung der Fische in bestimmter Beziehung; gewisse Fische werden vorzugsweise auf den gleichen Bodenfacies gefunden, allerdings nicht als Leitformen, sondern mit freier Bewegung auch über die Nach-

bargebiete. Die von Petersen aufgestellten Facies gelten zunächst nur für ein beschränktes Gebiet. Manche von ihnen mögen auch für weitere Meeresteile Geltung haben; doch müssen hierüber erst fortgesetzte Untersuchungen Sicherheit schaffen.

Die Zusammensetzung der Tierwelt nach Art der Litoralfauna beschränkt sich nicht auf die unmittelbare Küstennähe, sondern dehnt sich auch auf küstenfernes Flachwasser aus, im Ostatlantik bis zum Kontinentalabfall. Der Boden der Nordsee[13]) z. B. ist vorwiegend locker



Abb. 29. Tierverteilung am Meeresboden (auf 0,25 m^2): I. *Macoma*-Gemeinschaft, in 0,3 m Tiefe, bei Ebbe trocken (Ringkoebing-Fjord); sie enthält auf dieser Fläche: Muscheln: *Mya arenaria* 1 adult, 2 juv., *Macoma baltica* 5, *Cardium edule* 1 ad., 3 juv. Ringelwürmer: *Arenicola* 4, *Aricia armiger* 1, *Nephthys* sp. 2. Nach Petersen.

und besteht aus Sand, sandigem Schlick und Ton. Die Tierbevölkerung ist hier in hohem Grade durch die Häufigkeit von Echinodermen gekennzeichnet; Seesterne (*Asterias rubens*, *Astropecten irregularis*) kommen in jeder Tiefe vor, ebenso die irregulären Seeigel (*Echinocardium*, *Spatangus*); der Schlangenstern *Ophiura ciliaris* bedeckt stellenweise buchstäblich den Boden. Einige Schnecken (*Neptunea*, *Sipho*, *Buccinum*) sind häufig und weitverbreitet. Dagegen sind höhere Krebse spärlich nach Arten und Stücken; wohl aber kommen am Boden

kleine Krebstiere (Flohkrebse, Cumaceen) in Menge vor, eine reiche Mast für Fische, besonders Jungfische, deren Magen oft damit ganz erfüllt ist. Wo auf dem lockeren Boden Muschelschalen zusammengespült sind, da finden sich auch festsitzende Tiere, vor allem regelrechte Wälder von Hydroidpolypen, mit ihren Kostgängern, kleinen Caprelliden und Nacktschnecken. Damit kommt in die Bevölkerung

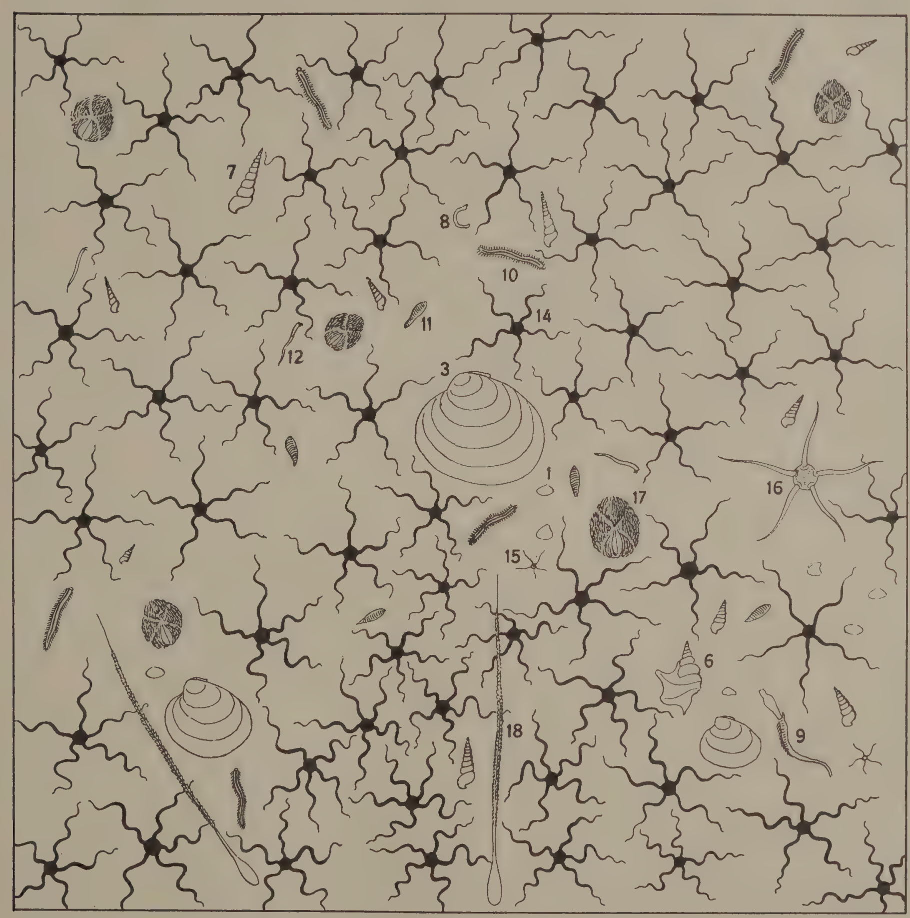


Abb. 30. Tierverbreitung am Meeresboden (auf 0,25 m²), II. *Echinocardium-Filiformis*-Gemeinschaft, in 20—22 m Tiefe (Kattegat); sie enthält auf dieser Fläche: Muscheln: 1) *Abra nitida* 4, 2) *Corbula gibba* 1, 3) *Cyprina islandica* 3, 4) *Axinus flexuosus* 1, 5) *Nucula tenuis* 1. Schnecken: 6) *Aporrhais pes pelecani* 1, 7) *Turitella terebra* 10, 8) *Chaetoderma nitidulum* 1. Würmer: 9) *Glycera* sp. 1, 10) *Nephthys* sp. 6, 11) *Brada* 5, 12) *Terebellides stroemi* 3, 13) Nemertine Bruchstück. Ophiuriden. 14) *Amphiura filiformis* 60, 15) *Ophioglypha albida* juv. 2, 16) *O. texturata* 1. Seeigel: 17) *Echinocardium cordatum* 5. Pennatuliden: 18) *Virgularia mirabilis* 2. Nach Petersen.

solchen gemischten Bodens größere Mannigfaltigkeit. Reich ist in diesen Flachwassergebieten die Fischfauna, weit reicher als im allgemeinen über tiefem Wasser; auf dem Kontinentalschelf werden die meisten sog. Küstenfische gefangen. „Man kann also durch bloße Prüfung der

Tiefenkarte sich von dem Reichtum der Fischgründe eines Landes Rechenschaft geben"[14]. Eine Menge unserer Nutzfische erreichen in der Nordsee ihre größte Häufigkeit, so Schellfisch (*Gadus aeglefinus*), Wittling (*G. merlangus*), Goldbutt (*Pleuronectes platessa*), Rotzunge (*Pl. microcephalus*) und Steinbutt (*Rhombus maximus*)[15]. Doch be-



Abb. 31. Tierverbreitung am Meeresboden (auf 0,25 m²): III. *Haploops*-Gemeinschaft in 27 cm Tiefe (Kattegat); sie enthält auf dieser Fläche: Muscheln: 1) *Venus ovata* 1, 2) *Cardium fasciatum* 2, 3) *Axinus flexuosus* 2, 4) *Leda pernula* 1, 5) *L. minuta* 1, 6) *Lima loscombi* 3, 7) *Pecten septemradiatus* 2. Würmer: 8) *Aphrodite aculeata* 1, 9) *Glycera* sp. 1, 10) *Eumenia crassa* 3, 11) Maldanide Bruchstück, 12) *Pectinaria auricoma* 1, 13) Terebellide 1, 14) *Balanoglossus kupfferi* 1, 15) Nemertine 3. Ophiuriden: 16) *Ophioglypha albida* 1, 17) *O. robusta* gegen 30. Seeigel: 18) *Strongylocentrotus drobakiensis* 1. Krebstiere: 19) *Haploops tubicola* (vgl. Abb. 25) 875, 20) *Morea loveni* 1, 21) *Verruca stroemii* auf *Pecten* 7.

wirken Temperaturschranken Verschiedenheiten auch in der Fischfauna eines nordöstlichen und eines südwestlichen Gebiets.

Von der Ebbelinie küstenwärts im Gezeitengürtel wird die Fauna der Litoralstufe ärmer (Abb. 29) dadurch, daß eine Verschlechterung der Bedingungen eintritt. Das Meer legt beim Wechsel der Gezeiten

täglich zweimal einen mehr oder weniger breiten Gürtel blos. Hier müssen die Tiere befähigt sein, das Wasser zeitweilig zu entbehren; sie sind zur Ebbezeit bei Regen der Einwirkung ausgesüßten Wassers preisgegeben; Sommers brennt die Sonne auf den Boden, im Winter wirkt die Kälte viel ungehinderter ein. Es sind also nur euryhaline

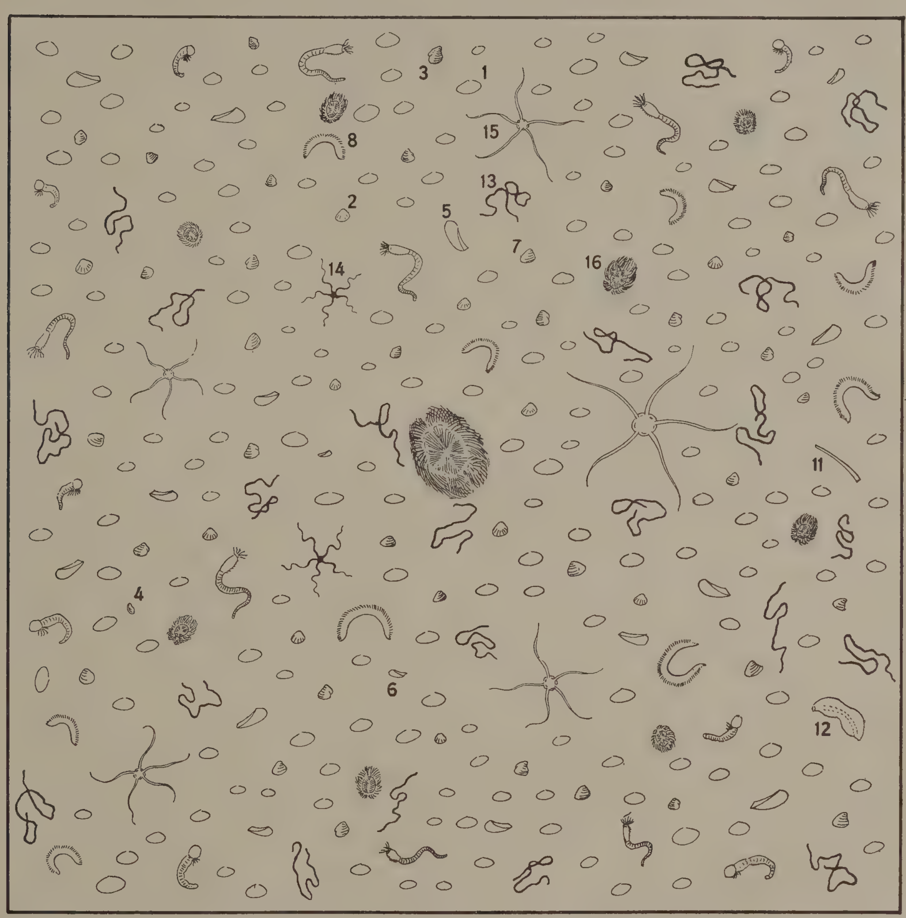


Abb. 32. Tierverbreitung am Meeresboden (auf 0,25 m²). IV. *Brissopsis-Sarsii*-Gemeinschaft, in 186 m Tiefe (Skagerak); sie enthält auf dieser Fläche: Muscheln: 1) *Abra nitida* 179, 2) *Cardium minimum* 11, 3) *Axinus flexuosus* 20, 4) *Portlandia lucida* 1, 5) *Leda pernula* 17, 6) *L. minuta* 1, 7) *Nucula tenuis* 14. Ringelwürmer: 8) *Aricia norvegica* 9, 9) *Artacama proboscidea* 8, 10) *Melinna cristata* 8, 11) *Pectinaria auricoma* 1, 12) *Eumenia crassa* 1, 13) *Myriochele heeri* ∞. Ophiuriden: 14) *Amphiuma elegans* 2, 15) *Ophioglyphe sarsii* 5. Seeigel: 16) *Brissopsis lyrifera* 9,

und eurytherme Tiere imstande, innerhalb dieses emergierenden Gürtels zu leben. Auch ist die Nahrung viel weniger reichlich als innerhalb und unterhalb des pflanzenbewachsenen Gebiets.

Immerhin vermag eine Anzahl Tierformen hier fortzukommen, um so mehr als der Wettbewerb infolge jener Beschränkungen geringer ist. Vor allem finden sich eine Anzahl Muscheln hier eingegraben,

Tellina, Scrobicularia, Mactra, Mya und die so überaus widerstandsfähige, euryöke Herzmuschel (*Cardium edule*). Bei Ebbe kommen an der Küste der Normandie, Englands und der Kanalinseln Unmassen kleiner, 3 mm langer grüner Strudelwürmer, *Convoluta roscoffensis* an die Oberfläche und bilden parallel der Küstenlinie oft viele Kilometer weit dunkelgrüne Streifen; nach Zählungen schätzt man auf 1 m^2 3,35 Millionen solcher Würmchen; für die symbiotisch in ihnen lebenden Algen ist ihnen das Licht Bedürfnis[16]). Im Gezeitengürtel leben auch die Borstenwürmer *Arenicola, Nereis, Terebella*, ebenso *Balanoglossus* und der Quappenwurm *Echiurus*. In flachen Prielen und Tümpeln halten sich bei Ebbe Garnelen (*Crangon*), Meerspinnen (*Hyas*), Strandkrabben und Einsiedler.

Manche Arten des Gezeitengürtels sind so an dessen besondere Bedingungen angepaßt, daß sie nur hier ihr Fortkommen finden; sie sind stenobath auf die oberste Stufe beschränkt. Dahin gehört die eben genannte *Convoluta*, der Sandpier (*Arenicola*), die Herzmuschel (*Cardium*) und die Klaffmuschel (*Mya arenaria*). Viele andere allerdings gehen tiefer und können auch auf andrem als lockrem Untergrund vorkommen.

Wo aber ein Sandstrand, ungeschützt durch vorgelagerte Inseln oder Landzungen, dem Ansturm der Wellen frei ausgesetzt ist, wo der sandige Boden beständig aufgewühlt und umgelagert wird und die in ihm vorhandenen Detritusteilchen herausgewaschen werden, da sind die Bedingungen für Pflanzen- und Tierleben sehr ungünstig. Da fehlt in den obersten Stufen das Tierleben ganz, und erst in größerer Tiefe, wo die Wellenbewegung gemildert ist, treten allmählich Tiere auf.

Schließlich dehnt sich die Tierwelt des Meeres auch auf jenen Strandstreifen aus, der unmittelbar über der Flutgrenze liegt und nur bei größeren Stürmen reichlich Wasser bekommt; das ist die Supralitoralstufe. Die Meerestiere, die hier leben, sind geradezu zu Lufttieren geworden, müssen einen stärkeren Hautpanzer haben, der sie gegen Vertrocknen schützt, und in ihrer Atmung dem Luftaufenthalt angepaßt sein. In und unter den Seegrasmassen, die am Strande ausgeworfen und über der Flutlinie als lange Streifen angehäuft sind, finden sich vor allem behend hüpfende Flohkrebse (*Orchestia gammarellus* u. a.); ja manche ihrer Verwandten gehen noch weiter landeinwärts, in Gärten und Felder, wie *Talitrus locusta*. An den Seegrasblättern haften Schneckchen. In den Tropen und Subtropen wird die Supralitoralstufe vor allem durch die Krabben und Einsiedlerkrebse gekennzeichnet; die Krabben der Gattungen *Ocypoda* und *Grapsus* sind zu Luftatmern geworden; von Einsiedlern ist die Gattung *Coenobita* besonders weit verbreitet.

Einen besonderen Biotop des Litorals bilden die Flußmündungen oder Ästuarien[17]). Wechsel und Mischung von Süß- und Salzwasser und periodische Aufstauung im Verlauf der Gezeitenbewegung bedingen eigenartige Verhältnisse. Die Flußmündung hat in der Mitte die den Fluß zur Ebbezeit haltende Rinne; zu den Seiten steigen die Böschungen des Ufers an, steiler, so weit als das Wasser bei gewöhnlicher Flut

reicht, weiter oben weniger steil, im Bereich der Hochflut. Auf den Böschungen tritt eine mehr oder weniger reichliche Ablagerung klebrigen, oft sehr dichten Schlammes ein, und in diesem lebt eine besondere Pflanzen- und Tierwelt, die aus Meer- und Süßwasserformen gemischt ist. Die Fauna der Meerestiere ist überaus arm an Arten; in den Ästuarien des östlichen Nordatlantik findet man vor allem Klaffmuscheln (*Mya*), dazu von Borstenwürmern die euryöke *Nereis cultrifera*, und neben einigen Gammariden die unvermeidliche Strandkrabbe (*Carcinus maenas*) (vgl. auch Kap. XVII). — Die Fauna wird reicher dort, wo Seegraswuchs vorhanden ist. Da tritt der Schwamm *Suberites domuncula* auf; da kriechen auf den Blättern Nacktschnecken (Nudibranchier und Aeolidier) herum; da findet man die Meerspinne (*Maja squinado*) und Einsiedlerkrebse mit ihrem Seerosenbesatz auf den Wohngehäusen.

In solchen schlammigen Buchten, die dem Gezeitenstrom ausgesetzt sind, ist es, wo die Austernparks für künstliche Aufzucht von Austern in England, Frankreich und an den atlantischen Küsten von Nordamerika eingerichtet sind. Die Auster (*Ostrea edulis*), sonst ein Bewohner festen Untergrunds, paßt sich dem Schlamm, dem Brackwasser und der geringen Tiefe gut an und gedeiht, unter sorgfältigem Schutz vor Feinden, zu einer an Quantität und Qualität des Weichkörpers ausgezeichneten Form mit dünner Schale. Doch werden diese Austernparks immer wieder mit junger, aus Salzwasser gefischter Brut besetzt; die Fruchtbarkeit der Parkaustern scheint nicht zu genügen, um den Bestand zu sichern. Die Parks mit ihrem Reichtum an Detritus, der durch den Gezeitenstrom aufgewirbelt wird, und einer reichen Kleinlebewelt sind also in der Hauptsache Mastanstalten für die Austern.

In den Tropen tritt als besondere Fazies der Ästuarien der Mangrovestrand auf[18]). Dort wachsen in den dicken Lagen fruchtbaren Schlammes die auf Stelzenwurzeln stehende Mangle (*Rhizophora*) und ihr in der Tracht ähnliche Bäume und Sträucher aus ganz anderen Familien, besonders *Sonneratia* (Myrtacee), *Avicennia* (Verbenacee) und *Aegiceras* (Myrsinee). In ihrem Wurzelgewirr wird eine Menge Genist, das die Regen herabschwemmen und die Flut anschwemmt, zurückgehalten und geht in Zerfall über. Hier findet sich in und auf dem Schlamm eine seltsame Mischung von Meeres-, Süßwasser- und Lufttieren. Am Rande des Sumpfes sitzt in kleinen Lachen nahe den Mangrovewurzeln eine kleine Aktinie, *Thelaceros rhizophorae*. Ungezählte Millionen von Krabben wimmeln hier zwischen und auf den Mangrovewurzeln herum, meist durch Schutzfärbung in Farbe und Muster der Rinde angepaßt. Der Schlammboden ist überall durchlöchert von den Höhlen der Winterkrabbe (*Uca*), die bis 0,75 m tief hinabgehen. Einsiedler beleben den Boden und die Wurzeln. Zur Ebbezeit tummeln sich auf dem Schlamm Ameisen, deren Nester in den Bäumen stehen und mit ihrer unteren Vorkommensgrenze die höchste Flutlinie anzeigen; sie finden Nahrung in Masse an den gestrandeten Leichen von Meerestieren. Im Schlamm sind euryhaline Muscheln eingegraben, von denen die Psammobiiden und Soleniden aus dem Meere, die Cyreniden aus

den Süßwassermorästen des Ufergebiets stammen. An den Manglewurzeln festgewachsen sitzen verschiedene Arten von Baumaustern, in Java z. B. *Ostrea mytiloides*. Schnecken kriechen am Strand und auf den Pflanzen; sie gehören zu den Gattungen *Cerithium*, *Potamides* und *Litorina*, die in dieser Reihenfolge vom Meerwasser zunehmend unabhängiger werden und das Brackwasser aufsuchen oder zum Luftleben übergehen. Weit verbreitet an Mangroveküsten ist auch ein kleiner Fisch, der Schlammspringer (*Periophthalmus*), der mehr noch auf dem Lande als im Wasser seine Jagd betreibt. Seine Augen sind in Ermangelung von Lidern durch einen mächtig entwickelten Konjunktivalsack vor dem Vertrocknen geschützt[19]) und stehen, wie bei manchen anderen amphibisch lebenden Tieren, auf der Dorsalseite des Kopfes (Abb. 33), so daß der Fisch in der Luft sehen kann, auch



Abb. 33. *Periophthalmus koelreuteri*, Schlammspringer. $^2/_3$ nat. Größe. Nach S. J. Hickson.

wenn der ganze übrige Körper im Wasser geborgen ist. In seinem Magen findet man neben kleinen Krabben käufig auch Fliegen und Moskitos. Auf den Schwanz und die Bauchflossen gestützt, hüpft er zur Ebbezeit auf dem Schlamm herum und vermag selbst an leicht ansteigenden Mangrovewurzeln heraufzuklettern. Eine Unmasse von Vögeln, ja auch einige Reptilien und selbst ein paar Säuger (Affen) sind Kostgänger des Mangrovestrandes und finden dort Mengen von Nahrung, haben aber ihren Wohnplatz in den benachbarten Waldungen. Im Indik und Pazifik, in Ost- und Westafrika und in Südamerika ist die Tierwelt der Mangroveufer in sehr ähnlicher Weise ausgebildet.

β) Litoral mit festem Untergrund (Felsboden).

Im schroffen Gegensatz zu der Bewohnerschaft des lockeren Untergrunds steht die des harten, vor allem des Felsuntergrunds, aber auch menschlicher Kunstbauten aus Stein und Holz. Das ist besonders dort auffällig, wo einzelne Muschelschalen, Steine, Blöcke, Felsen oder Klippen, auch Kaimauern, Wellenbrecher und Landungsbrücken aus dem lockeren Sand oder Schlamm herausragen. Dort siedelt sich sofort eine ganz andere Lebensgemeinschaft an als in der Umgebung. So tragen die submarinen Felsinseln, die sich im Golfe von Neapel aus dem Schlammgrunde der Stillwasserstufe erheben, eine durchaus andere Tierwelt als der umgebende Schlamm. Es gibt allerdings eine Anzahl von Formen, die auf beiderlei Untergrund gefunden werden, besonders räuberische Seesterne und Krebse, aber auch manche andere euryöke Tiere, wie die Mießmuschel (*Mytilus*). Im allgemeinen aber ist der Unterschied durchgreifend und augenfällig.

Besonders kennzeichnend sind für den festen Untergrund die festsitzenden Tiere, die der Unterlage angeheftet sind. Daher ist die Mehrzahl der Schwämme und die meisten festsitzenden Nesseltiere an Felsen gebunden; durch ihre scharfen Spicula bzw. ihre Nesselzellen gegen Fraß im allgemeinen geschützt, bedürfen sie kaum weiterer Sicherungen. Hydroidpolypen z. B. verschwinden mehr und mehr, je weiter man sich von der Küste entfernt und je größer die Wassertiefen werden[20]); denn im Stillwasser sind alle festen, für die Anheftung günstigen Unterlagen mit Schlamm bedeckt. Festsitzend sind auch die Röhrenwürmer, von denen besonders solche mit kalkigen Röhren (Serpuliden) allermeist einer festen Unterlage bedürfen. Auch Moostierchen (Bryozoen) sind hier vorwiegend zu Hause; Sand sagt ihnen nicht zu; ihre geringe Größe gestattet ihnen aber, auch auf Pflanzenblättern, Muschel- und Schneckenschalen, Krebspanzern u. dgl. festen Fuß zu fassen. Den Felsen bewohnt auch die große Mehrzahl der einfachen und zusammengesetzten Ascidien.

Viele dieser festsitzenden Tiere besitzen die Fähigkeit, sich durch Knospung fortzupflanzen und dabei Stöcke (Kolonien) von zahlreichen Einzelindividuen zu bilden; aber bei der kurzen Dauer des freischwimmenden Larvenzustandes siedeln sich auch sonst die Nachkommen in Menge neben den Eltern an. So kommt es, daß häufig weite Flächen eines Felsens mit der gleichen Tierart bedeckt sind. Hydroidpolypen bilden winzige Wälder auf Steinen und Felsen; die schöne orangefarbene Koralle *Astroides* bildet an den Felsküsten des Mittelmeers dicht unter der Ebbelinie farbenprächtige Überzüge, ebenso wie sich an Helgolands Felsen die grüne und rote *Actinia equina*, einem bunten Teppich gleich, ansiedeln. Auch Ascidien stehen nicht selten in solch dichten Massen. Röhrenwürmer überziehen häufig große Strecken: *Serpula*-Röhren bilden dichte wirre Geflechte, die von den ausgebreiteten Kiementrichtern wie von Tausenden farbiger Blüten übersät erscheinen; die lederartigen Röhren der *Sabellaria alveolata* u. a. überziehen im Nordatlantik und Mittelmeer niedrige Felsen nahe unter

dem Wasserspiegel so dicht, daß sich Röhre an Röhre ohne Zwischenraum zusammenschließt und die Oberfläche bienenwabenartig durchbohrt erscheint; solche Hermellenbänke können ziemlich bedeutende Ausmaße erreichen.

Der Fels ist der bevorzugte Wohnplatz der Schnecken, während im Sande Muscheln überwiegen (vgl. Abb. 29—32); freilich fehlen beide auch nicht je auf dem anderen Untergrund. Die breite Kriechsohle der Schnecken findet besseren Halt auf dem festen als auf dem lockeren Boden. So sitzen auch Aktinien mit ihrer Kriechsohle vorwiegend auf Felsen. Stachelhäuter mit den saugnapfbewehrten Ambulakralfüßchen sind im allgemeinen dem Felsen eigen; wenn sie auf lockerem Untergrund vorkommen, sind sie durch Umbildung ihrer Schwellfüßchen dafür eingerichtet (vgl. S. 197). Die Muscheln, die auf Felsgrund leben, haben im allgemeinen keine Siphonen; dagegen ist ihr Fuß mit einer Byssusdrüse ausgerüstet, deren erhärtendes Sekret Fäden zur Anheftung liefert; der Fuß selbst kann bei ihnen Rückbildung erfahren, bei Sandbewohnern nicht.

Manche Tierarten haben auch hier das Schutzmittel ergriffen, das bei Sandbewohnern so weit verbreitet ist: sie bohren sich in die Unterlage ein. Aber da dies eine gewaltige Arbeitsleistung darstellt, sind es ihrer nur verhältnismäßig wenige, und diese bevorzugen weicheren Fels, Kalkstein, Tuff u. dgl. Immerhin liefert eine ganze Anzahl von Tiergruppen solche Bohrer: Bohrschwämme *(Vioa)* höhlen Kanäle in der Unterlage aus; von Borstenwürmern leben *Heterocirrus saxicola, Nerine, Polydora* und *Sabella terebrans* im Fels, von Sternwürmern *Phascolosoma verrucosum*[21]). Bekannt sind die Bohrmuscheln, die sich in verschiedenen Muschelfamilien ausgebildet haben, z. B. *Petricola* und *Venerupis* (Veneridae), *Saxicava* und *Gastrochaena* (Myidae), *Pholas* und der holzbohrende Schiffsbohrwurm *Teredo* (Pholadidae) und *Lithodomus* (Mytilidae). Auch Seeigel bohren dort, wo die Gewalt der Wogen sie dazu nötigt, Löcher selbst in harte Lava und Urgestein[22]), so *Echinus miliaris, Strongylocentrotus lividus* (bohrt im Mittelmeer nicht!), Arten von *Arbacia, Cidaris, Heterocentrotus* u. a. Diese Löcher stehen an manchen Stellen (z. B. Croisic, französische Westküste; kalifornische Küste) so dicht, daß sie nur durch dünne Scheidewände getrennt sind; auf Mauritius fand Möbius die obere Öffnung der Gruben enger als den Durchmesser ihres Bewohners, der sie mit zunehmendem Wachstum erweitert hatte, so daß er für sein ganzes Leben an diese Wohnung gebunden ist. Die Bohrlöcher der Seeigel finden sich immer nur an wagerechten Felsstellen und gehen senkrecht in die Tiefe. So bilden sie kleine Aquarien, die zur Ebbezeit mit Wasser gefüllt bleiben; anders könnten ihre Bewohner im Gezeitengebiet nicht leben, da sie das Trockenliegen nicht vertragen können. — Unter den Rankenfüßern gehört *Lithotrya* zu den Felsbohrern, und durch Einbohren in Schneckenschalen sichert sich *Alcippe*.

Die Löcher dieser Felsbohrer werden, wie alle sonstigen Spalten, Risse und Furchen, wiederum von anderen Tieren als Schlupfwinkel benutzt. Besonders gern sitzt die Archenmuschel (*Arca barbata*) in

Pholas-Löchern, ebenso der eigentümliche Sternwurm *Bonellia* und die kleinen, mit den Scheren knackenden Dekapodenkrebse *Alpheus*.

Die offen auf Felsgrund lebenden Tiere treten, da ihnen Verstecke und Schlupfwinkel fehlen, oft in Wehr und Waffen auf. Die Spicula der Schwämme, die Nesselbatterien der Nesseltiere wurden schon erwähnt. Die Gehäuse der Schnecken sind dickwandig, rauh, oft mit Stacheln und Dornen besetzt; ebenso sind die Schalen der Muscheln hier dick, durch starke Wölbung und durch wellblechartige Faltung gefestigt, oft über und über durch Zacken und Stacheln gesichert, wie bei Auster und *Spondylus*. Die Krebse haben einen dicken, dornigen Panzer. Für die Stachelhäuter, insonderheit Seeigel und Seesterne, besagt der Name genug.

Andre Felsbewohner suchen Schutz gegen Sicht durch Farb- und Formanpassungen. Die Tintenfische der Gattung *Octopus* sitzen in ihren Burgen, die sie aus Steinen erbaut haben, deren Farbe von ihrer Haut nachgeahmt wird; die Fähigkeit sympathischen Farbwechsels schützt sie auch bei Änderung ihres Sitzplatzes. Auch viele Fische können ihre Farbe der des Untergrunds aktiv anpassen. Die auf Beute lauernden Drachenköpfe (Scorpaenidae) mit ihren Hautanhängen in Form von Läppchen, Hörnchen und Blättern, schmiegen ihren Körper der Unterlage dicht an und passen sich in ihrer Färbung so wunderbar an, daß sie aussehen wie ein Stück algenbewachsener Fels (Abb. 34).



Abb. 34. Drachenkopf *(Scorpaena porcus)*. $^1/_3$ nat. Größe. Nach „Aquarium neapolitanum".

Ganz besonders eigenartig sind manche Krabben ausgerüstet, die sich auf bewachsenen Felsen aufhalten. *Hyas, Inachus, Maja* u. a. heften an vorgebildete Häkchen ihres Rückens und ihrer Gliedmaßen Algen, Schwammstückchen, Polypen, Ascidien an[23]); entkleidet man sie dieses Schutzes, so ersetzen sie ihn schnell wieder, wie sie das ja auch nach jeder Häutung tun müssen. Sie passen sich damit jede an ihre besondere Umgebung an; solche, die an Stellen leben, wo der Meersalat *Ulva* vorwiegt, sind mit *Ulva* bekleidet; wo dagegen wechselnder Algenbewuchs herrscht, tragen sie eine „bunte Algensammlung" (Graeffe). Krabben der Gattung *Dromia* tragen auf dem Rücken einen Schwamm, der sie genau deckt und zugleich durch eigene Ungenießbarkeit (Spicula!) schützt. Hier schließen sich die Einsiedlerkrebse an, die in leeren Schneckengehäusen wohnen, auf denen Seerosen (Aktinien) angesiedelt sind; die Nesselbatterien dieser Genossen bieten auch ihnen Schutz. Maskierung üben auch manche Seeigel; *Toxopneustes brevispinosus* hält auf seiner Oberseite eine Anzahl Muschelschalen mit seinen Schwellfüßchen fest, zuweilen so viele, daß er ganz davon bedeckt ist[24]); ebenso *Strongylocentrotus*

lividus[25]); das gleiche beobachtete Simroth[26]) an den in Felslöchern sitzenden Seeigeln der Azorenküste.

Wie beim Sandboden so beginnt auch auf felsigem Untergrund dort, wo die Brandung nicht gar zu heftig ist, an der Ebbelinie der Pflanzenwuchs. Aber hier können Phanerogamen nicht gedeihen, weil die Möglichkeit zum Einsenken der Wurzeln fehlt; daher kommen nur Algen vor. Die oberste Stufe, stellenweise bis zu 10 m Tiefe, ist mit Blasentang (*Fucus*, *Sargassum*) bewachsen. Nach unten schließen sich die z. T. riesig entwickelten Blatttange an, die Laminarien, die bis 30—40 m tief hinabreichen. Diese Tange stehen bisweilen ungeheuer dicht und wachsen zu gewaltiger Länge aus; die *Macrocystis* an der patagonischen Westküste steigen stellenweise aus 80 m Tiefe bis zur Oberfläche auf und können in solchen Massen vorhanden sein, daß man, wie beim Seegras von Wiesen, so hier von „submarinen Wäldern" sprechen kann[27]). An anderen Stellen wachsen bunt durcheinander kleinere Braunalgen und zierliche Rotalgen, vermischt mit knolligen, buntgefärbten Kalkalgen.

Diese Tangdickichte wimmeln von einem reichen Tierleben. Auf den „Blättern", zwischen den „Wurzelgeflechten", neben und unter ihnen ist es voll von Bewohnern, mehr noch als beim Seegras, entsprechend der größeren Ausdehnung der Dickichte. Hydroidpolypen, Kalk- und Kieselschwämme, Röhrenwürmchen, Moostierchen und Ascidien sind den „Blättern" aufgewachsen; mit ihren Byssusfäden haften kleine Muscheln an den „Blättern"; dazwischen kriecht allerhand Kleingetier, Strudel-, Schnur- und Borstenwürmer, Gehäuse- und Nacktschnecken, kleine Seesterne und Seeigel, vielerlei Krebstiere und Seespinnen (Pantopoden). Auch eine Menge von Fischchen findet hier ihre Nahrung. — Die Laminarienstufe ist auch der normale Wohnplatz der Auster.

Wie beim Sandgrund so sind auch auf felsigem Boden die Tierformen nicht gleichmäßig verteilt. Strecken, die verhältnismäßig nahe benachbart sind, können eine ziemliche Verschiedenheit ihrer Tierbevölkerung aufweisen. So haben die verschiedenen, auf felsigem Untergrund stehenden Korallinengründe (Secche), die sich aus dem Schlammboden im Golf von Neapel erheben, jede ihre Besonderheiten; Lo Bianco[28]) sagt z. B. von der Secca di Chiaja, daß sie ziemlich reich an Tieren ist, die sich anderswo nur selten finden, und die etwas tiefer liegenden Korallenklippen (Scogli coralliferi) des Golfs beherbergen wieder eine andere Lebensgemeinschaft. Natürlich wechselt die Bewohnerschaft noch mehr bei größeren Entfernungen, vor allem in tieferem Wasser unterhalb der Laminarienstufe. Besonders in tiefen Sunden, die von einer lebhaften, bis zum Boden reichenden Strömung durchzogen werden und daher schlammfrei sind, erweist sich die festsitzende Tierwelt sehr reich und mannigfaltig und dazwischen finden wiederum mancherlei bewegliche Formen Schutz und Nahrung. Kükenhal[29]) berichtet solche Fülle aus dem westindischen Archipel um St. Thomas: „mitunter war unser großer Trawl mit zentnerschwerem Fang von Ascidien, Gorgoniden, Hydroidpolypen, Schwämmen und frei-

lebenden Tieren gefüllt"; ähnliche Erfahrungen machte Schaudinn[30]) in den Straßen östlich von Spitzbergen.

Mehr noch als an flachen Sandküsten macht sich an Felsküsten die Brandung bemerkbar mit gesteigerter Wucht des Wogenanpralls. Das hat natürlich eine um so größere Einschränkung der Bewohnerschaft zur Folge, je stärker die Gezeitenströmungen sind und je offener die Küste den Sturmwellen ausgesetzt ist. Im Gebiet der Brandung, insonderheit zwischen Flut- und Ebbelinie, ist der Algenbewuchs nur spärlich oder fehlt ganz. Die Tiere, die hier auf dem Felsen vorkommen, sind alle durch besondere Einrichtungen dagegen gesichert, daß sie losgerissen und von der Wogengewalt gegen die Unterlage geschleudert und zertrümmert werden. Es sind hauptsächlich Tiere mit festen Gehäusen und Schalen, besonders Mollusken und Rankenfüßer. Am höchsten hinauf gehen die Seepocken (*Balanus*); sie siedeln sich bis zur obersten Flutgrenze an; in Gegenden, wo die Gezeitenstufe besonders hoch ist, wie bei St. Malo, können sie viele Meter hoch über der Ebbelinie am Felsen sitzen, an Stellen, wo sie nur bei höchster Flut vom Wasser bespült werden, also nur zweimal im Monat für einige Stunden; dort brennt im Sommer die Sonne auf sie, winters sind sie dem Frost ausgesetzt; aber trotzdem bleiben sie am Leben, und mit dem Wasser, das in ihrem Gehäuse eingeschlossen ist, schützen sie sich vor dem Austrocknen. Zwischen den Balanen sitzen etwas tiefer Schnecken von der Gattung *Littorina* und (im Indik) *Nerita*; obgleich sie nicht nur verschiedenen Familien, sondern sogar verschiedenen Unterordnungen der Gastropoden angehören, haben ihre Gehäuse doch große Ähnlichkeit, wohl infolge konvergenter Anpassung an die gleichen Bedingungen (Abb. 35). Etwas tiefer sitzen Napfschnecken (*Patella*) und Käferschnecken (*Chiton*), noch tiefer Meerohr (*Haliotis*), *Murex* und *Trochus*. Alle diese Schnecken haben breite Haftsohlen, mit denen sie sich an dem Felsen verankern. Die Ädhäsion der Sohle von *Patella* wird durch Drüsensekret unterstützt und ist so stark, daß sie einem Zuge bis zu 3,7 kg auf 1 cm² widersteht[31]). Dabei drücken sie ihre Gehäuse der Unterlage dicht an; wo z. B. *Patella* auf unebenem Felsen sitzt, wird die Schale an den Rändern uneben wie der Wohnplatz (Abb. 36)[32]), und damit sie fest anschließen kann, muß die Schnecke daher stets denselben Platz beibehalten, zu dem sie von ihren kurzen Wanderungen zur Algensuche immer wieder zurückkehrt. An der Anheftstelle wird schließlich der Fels geglättet, wohl infolge der Ätzwirkung des Sohlensekrets. Kennt man doch Fälle, wo durch das Sekret der Sohle von *Chiton* Bleiröhren von 7 mm Wanddicke durchgeätzt worden sind. Auch die Gestalt der Schale wird durch die Stärke der Wellen beeinflußt (vgl. S. 157).

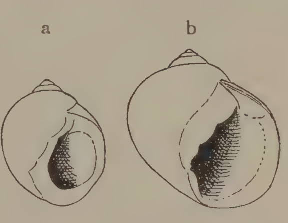


Abb. 35. a) *Littorina rudis*, europäische Meere; b) *Nerita funiculata*, Südsee (die Schalenstruktur ist fortgelassen). Nat. Größe.

In der Höhe der *Fucus*-Stufe siedelt sich die Mießmuschel (*Mytilus edulis*) an, indem sie sich mit ihrem Byssus dem Felsen anheftet; nach

unten reicht ihr Vorkommen meist nicht in die *Laminaria*-Stufe hinein. Gerade an Felsen, die der Brandung voll ausgesetzt sind, kommt diese Muschel am besten fort; Klippen und Inseln in tiefen, geschützten Buchten sind fast frei davon; in einem Archipel von Inselchen findet sie sich in größerer Zahl nur an solchen, die dem freien Meere zu liegen (Abb. 37)[33]. Das ist wunderbar, weil *Mytilus* andererseits an Stellen gedeiht, wo die Wasserbewegung verhältnismäßig gering ist, wie im Brackwasser von Flußmündungen und in Buchten, z. B. im Limfjord (Jütland) und im Kieler Hafen. Es ist ein überaus euryökes Tier. Daher liegt die Annahme nahe, daß nicht die physikalischen Verhältnisse, sondern die biocönotischen Bedingungen die Mießmuschel an den Stellen ihres massenhaften Vorkommens begünstigen. Die Muschel bleibt in der Brandung klein und mager, wird aber dickschalig und bildet kräftige Byssusfäden aus. Wo der Wogenanprall weniger stark ist, unterliegt sie dem Blasentang (*Fucus*) im Kampf um den Platz und wird überwuchert; an den Übergangsstellen findet man magere *Fucus*-Stellen zwischen *Mytilus*-Flecken. An andern Stellen sind es wohl tierische Feinde, die die Mießmuschel ausrotten; der Seestern *Asterias* sowie der Dorsch und andere Fische stellen den jungen Muscheln nach und halten die Art, z. B. in den Seegraswiesen der dänischen Fjorde, nieder[34]. In der Bucht von St. Malo ist *Mytilus* in der tieferen Stufe bei gleichzeitiger Zunahme des Kraken (*Octopus*) gänzlich verschwunden[35]. Die Brandungsgürtel aber, ebenso wie das Brackwasser der Ästuarien sind für diese Feinde nicht zugänglich; daher kann die Muschel dort ungehindert gedeihen.

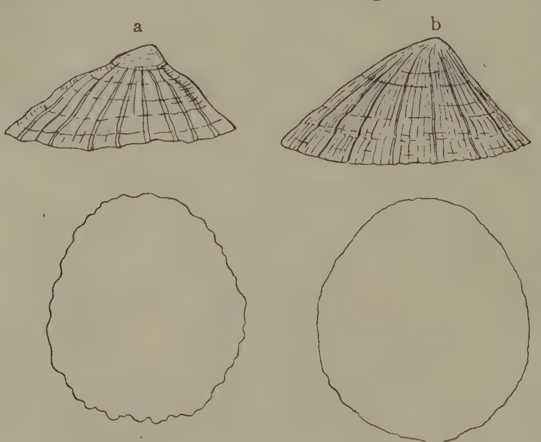


Abb. 36. *Patella vulgata*, Schale (Seitenansicht und Umriß) von rauher und von glatter Unterlage. Nach E. S. Russell.

Es ist nicht unwahrscheinlich, daß der Ausschluß der Feinde und der begünstigteren Mitbewerber im Brandungsgebiet auch sonst manche Schwachen erhalten hat. Die hier lebenden Schnecken *Chiton*, *Patella*, *Fissurella*, *Nerita*, *Haliotis* sind gerade durch primitive Organisation ausgezeichnet und gleichzeitig auf die Brandungsstufe beschränkt.

Die Anpassung der Uferschnecken von der Gattung *Littorina* zeigt sich auch in ihrer Fortpflanzung derart, daß im Pejus die Nachkommen den ungünstigeren Bedingungen mehr und mehr entzogen werden, allerdings unter Minderung der Fruchtbarkeit.

L. littorea, die nur bei tiefster Ebbe trocken liegt, legt die Eier ab, aus denen eine Trochophoralarve schlüpft, die sich weiter zum Veligerstadium entwickelt; bei *L. obtusata*, die innerhalb der Gezeitenstufe lebt,

ist die Entwicklung abgekürzt, die Jungen verlassen die Eier als Veligerlarven; bei *L. rudis* und *L. neritoides*, die an der Hochwassergrenze leben, ist eine noch stärkere Abkürzung eingetreten, sie sind lebendiggebärend und die Jungen durchlaufen kein Larvenstadium mehr[36]).

Die auslesende Wirkung des Wogenanpralls zeigt sich auch noch in anderer Weise. Ein einzelstehender, der Brandung ausgesetzter größerer Fels bietet an seinen verschiedenen Seiten ungleiche Bedingungen. An der dem freien Meere zugekehrten Seite wird er von den Wogen in voller Gewalt getroffen; die zum Lande schauende Seite dagegen wird nur von den zurückströmenden Wasserwirbeln umspült, die schäumend und sauerstoffreich, aber ohne zerstörende Gewalt, sehr günstig sind für zahlreiche Tiere, die bewegtes Wasser verlangen. Auf jener Seite sind nur wenige Formen vorhanden, etwa die Seepocke *Chthamalus stellatus* und die Mießmuschel, auf der geschützten Seite dagegen wimmelt es von Leben. So ist es auch bei Felsgruppen und größeren Inseln in ähnlicher Lage. Als ausgezeichnetes Beispiel für



Abb. 37. Insel Batz und die benachbarte Küste der Bretagne: Verbreitung einiger Leitformen des Litorals. Nach L. Joubin.

diese weitverbreiteten Verhältnisse sei das Inselchen Batz bei Roscoff (Bretagne) angeführt (Abb. 37): seine Nordwestküste ist ganz bedeckt von Balanen und Mießmuscheln, denen sich unter der Ebbelinie *Haliotis* zugesellt; dagegen ist auf der Südküste der Insel, bei ruhigem und sehr sauerstoffreichem Wasser Pflanzen- und Tierwelt von großer Üppigkeit und unerhörtem Reichtum, aber in anderer Zusammensetzung[37]). Auch in Hohlräumen, Spalten und geschützten Grotten zwischen den Felsen des umbrandeten Ufers drängen sich eine Menge festsitzender Tiere, Schwämme, Seerosen, Ascidienkolonien, Moostierstöcke, und zwischen ihnen, in ihrem Schutze, zahlreiche freibewegliche Kleintiere.

Die Härte der Lebensbedingungen aber, die nur wenige Arten im Pessimum aushalten läßt, beseitigt damit gleichzeitig den Mitbewerb anderer Arten und bewirkt ein kräftiges Gedeihen jener wenigen. Die Brandungsfelsen sind zuweilen dicht bedeckt mit Seepocken; die Zahl der *Balanus crenatus* auf einer Seetonne berechnet Möbius[38]) auf über 10000 Stück für 1 m². Nach Petersens[39]) Zählung kamen bei einem Mießmuschelvorkommen 3580 größere und 95 junge Muscheln auf 1 m². Diese Muscheln bilden z. B. an vielen Stellen der skandinavischen Küste auf lange Strecken ein zusammenhängendes Band von 0,5 m Breite, das zur Ebbezeit blosliegt und weithin sichtbar ist. Ähnlich dicht bekleidet der gestielte Rankenfüßer *Pollicipes cornucopiae* stellenweise die gegen das Weltmeer gekehrten Küsten der Glénans-Inseln (Westfrankreich)[40]).

Auch an felsigen Küsten gibt es eine Supralitoralstufe mit eigentümlichen Bewohnern. Über der Flutlinie sammelt sich auf den Klippen und Strandfelsen in Vertiefungen das bei bewegter See aufspritzende Wasser zu kleinen Tümpeln. Das Wasser dieser Spritztümpel wird bei ruhigem Wetter von der Sonne durchwärmt und durch Verdunstung konzentriert; andauernder Regen jedoch setzt zu anderen Zeiten den Salzgehalt herab. Nur sehr euryöke, besonders euryhaline und eurytherme Tiere können hier aushalten: einige Rädertierchen, kleine Copepoden und Asseln, auch einige Schnecken, dazu Schnakenlarven (*Chironomus frauenfeldi*). Je mehr sich diese Spritztümpel von der Flutlinie entfernen, um so seltner ist die Versorgung mit normalem Meerwasser und um so ungünstiger sind damit die Lebensbedingungen. — Auf den bespritzten Felsen über der Flutlinie findet man neben der Schnecke *Littorina* auch kleine behende Asseln der Gattung *Ligia*.

Dem Felsboden gehören auch im allgemeinen die mehr oder weniger massenhaften Muschelvorkommnisse an, die als Austernbänke und Perlmuschelbänke von großer wirtschaftlicher Bedeutung sind.

Die Austern (*Ostrea edulis* und zahlreiche andre Arten) sind mit der einen Schale auf der Unterlage festgewachsen und ihre Brut bedarf daher zur Anheftung fester Haftpunkte. Es genügt ihnen zwar, wenn auf festerem Sand oder Schlick Steine, Muschelschalen und Schneckengehäuse liegen. Die australische *Ostrea glomerata* siedelt sich selbst auf lebenden Schnecken (*Potamides ebeninus*) an, oft zu 4 oder 5; mit dem Heranwachsen der Austern wird schließlich der Träger in den weichen Untergrund gedrückt und geht zugrunde. In solcher Weise

wohnen die Austern auf den Bänken des holsteinschen Wattenmeers, die nur 2 m unter der Ebbelinie liegen; auch die Austerngründe in der tieferen Nordsee, im Südosten von Helgoland und nördlich von der deutsch-holländischen Grenze liegen auf festem Sand. Der letztgenannte Austerngrund liegt in 34—42 m Tiefe und ist 15—20 km breit. Das sind besondere Facies des Meeresbodens, die sich Petersens Tiergemeinschaften (vgl. S. 199) anreihen lassen.

Die Austern sitzen auf den holsteinschen Bänken nicht in dichten Massen neben- und übereinander, sondern erwachsene Stücke meist 1 m voneinander entfernt, wie sich gerade Gelegenheit zur Anheftung geboten hat; mit ihnen bewohnen zahlreiche andere Tiere die Bank, vor allem Hydroidpolypen und Aktinien, Borstenwürmer und Krebstiere, Schnecken und Muscheln[41]). Dagegen kommt die *Ostrea glomerata* bei Queensland hauptsächlich auf Felsen vor und bildet an günstigen Stellen Riffe, die aus einer soliden Masse von Austern bestehen, bis

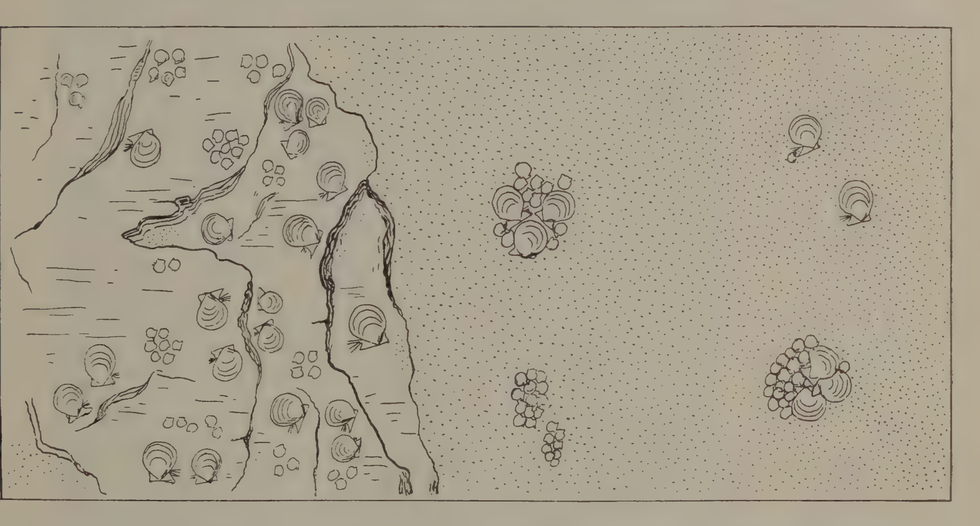


Abb. 38. Verteilung der Perlmuscheln auf Felsgrund (links) und auf Sandgrund (rechts). Nach Herdman.

über 0,5 m dick; die oberen 20—30 cm dieser Lage sind lebende Austern, darunter liegen die Leichen der Vorfahren[42]). Wo aber der Grund aus beweglichem Sande besteht oder wo sich Schlick ablagert, können die Austern nicht gedeihen, weil sie, festgewachsen, sich der Überdeckung nicht entziehen können. Für das Gedeihen der Austern ist lebhafte Wasserbewegung förderlich, weil sie den Detritus aufwirbelt und andere Nahrung zuführt. Gegen die Herabsetzung des Salzgehalts jedoch sind die Austern nicht sehr empfindlich.

Die Perlmuschelbänke der Tropenmeere sind ebenfalls an harte Unterlage gebunden. An der Küste von Ceylon[43]) finden sich solche in Tiefen von 10—20 m an Stellen, wo sich durch Verklebung von Sand, Muschelschalen und organischen Resten durch kohlensauren Kalk, unter Beihilfe von Moostieren und Kalkalgen, eine felsartige Unterlage neu

bildet. Dort liegen die Perlmuscheln *(Margaritifera vulgaris)*, durch Byssusfäden angeheftet, gleichmäßig über die Oberfläche des Felsens verteilt; wo aber auf dem benachbarten Sand Kalkalgenknollen, Muschelschalen oder Korallentrümmer eine vereinzelte Anheftungsstelle bieten, da sind sie zu Klumpen gehäuft und behindern sich gegenseitig im Wachstum (Abb. 38). Zwischen den Perlmuscheln lebt hier eine reiche Tierwelt. Korallen machen auf den Bänken nicht selten den Perlmuscheln den Platz streitig; Schwämme und Alcyoniiden sind häufig; von Stachelhäutern finden sich u. a. die muschelfressenden Seesterne *(Astropecten hemprichi, Pentaceros lincki* u. a.); Röhren von Borstenwürmern, Bryozoenkolonien und Ascidien überziehen die Muschelschalen. Die Nähe sandiger Bodenstrecken wird den Muscheln zuweilen dadurch verhängnisvoll, daß bei heftigen Stürmen die Bänke mit Sand überschüttet und die Muscheln dadurch vernichtet werden.

Einen besonderen Biotop der Felsküste bilden die Korallenriffe. Es sind das Erhebungen des Meeresbodens bis an die Ebbelinie, die von Lebewesen aufgebaut sind und aus deren Kalkskeletten bestehen. Ungeheure Mengen kohlensauren Kalkes sind hier aufgehäuft unter dem günstigen Einfluß der hohen Temperatur der Tropenmeere, auf die die Korallenriffe beschränkt sind (vgl. S. 162).

Die Erbauer dieser Riffe gehören verschiedenartigen Tiergruppen an. In der Hauptsache sind es die Riffkorallen (Madreporaria) (Abb. 39); ihre vom Ektoderm abgeschiedenen Kalkskelette bilden den Grundstock. Aber es beteiligen sich am Aufbau noch eine Menge von anderen Tieren und auch von pflanzlichen Lebewesen, die alle in gleicher Weise zu reichlicher Absonderung von kohlensaurem Kalk neigen. Von der Sippe der Riffkorallen sind vorwiegend drei Familien zu nennen, die Poritiden (z. B. *Porites*, Abb. 39a), die Acroporiden (z. B. Madrepora Abb. 39 oben), die Astraeiden (z. B. Gonastraea, Coeloria, Abb. 39b). Dazu kommen noch, als achtzählige Korallen, die Orgelkorallen (Tubiporiden, Abb. 39c) und, aus einer anderen Klasse der Nesseltiere, den Hydrozoen, die Milleporiden, von den Anwohnern des Roten Meeres wegen ihrer heftigen Nesselwirkung „Feuerkorallen" genannt, die in konvergenter Entwicklung ebenfalls massige krustenförmige Stöcke bilden durch Verkalkung ihres Kutikularskeletts.

Sehr wesentlichen Anteil am Aufbau der Riffe haben überall die Kalkalgen (Lithothamnien=Korallinen=Nulliporen), deren Körpermasse zu 90% aus kohlensaurem Kalk besteht. Mit ihnen wetteifern stellenweise die inkrustierenden kalkigen Bryozoen im Überwuchern und Festigen der zerbrechlichen, geborstenen und zerfallenden Korallenstöcke. Ähnlich wirken die Kalkröhren der Borstenwurmfamilie der Serpuliden, die überall, an der Bermudas stellenweise sogar sehr erheblich, an Bau und Festigung des Riffes beteiligt sind[44]). Manche festsitzende Mollusken, Muscheln wie Schnecken, liefern Beiträge zu der Kalkanhäufung. Trotz ihrer winzigen Schalen sind die Foraminiferen durch ihr massenhaftes Vorkommen nicht unwichtig für die Schaffung von Bindemitteln, die die Blöcke und Trümmer verkleben und die Lücken verstopfen.

Diese Riffe sind auf die warmen Meere beschränkt. Die Riffkorallen sind stenotherm wärmeliebende Tiere. Sie sind für eine üppige Entwicklung an eine Wassertemperatur von mindestens 20,5° gebunden; eine solche findet sich aber nur in einem tropischen Gürtel, der etwa von 30° n. Br. bis 27° s. Br. reicht (vgl. Karte Abb. 75); nur im Golfstromgebiet sind noch bei 32° n. Br. (Bermudas) die Bedingungen für

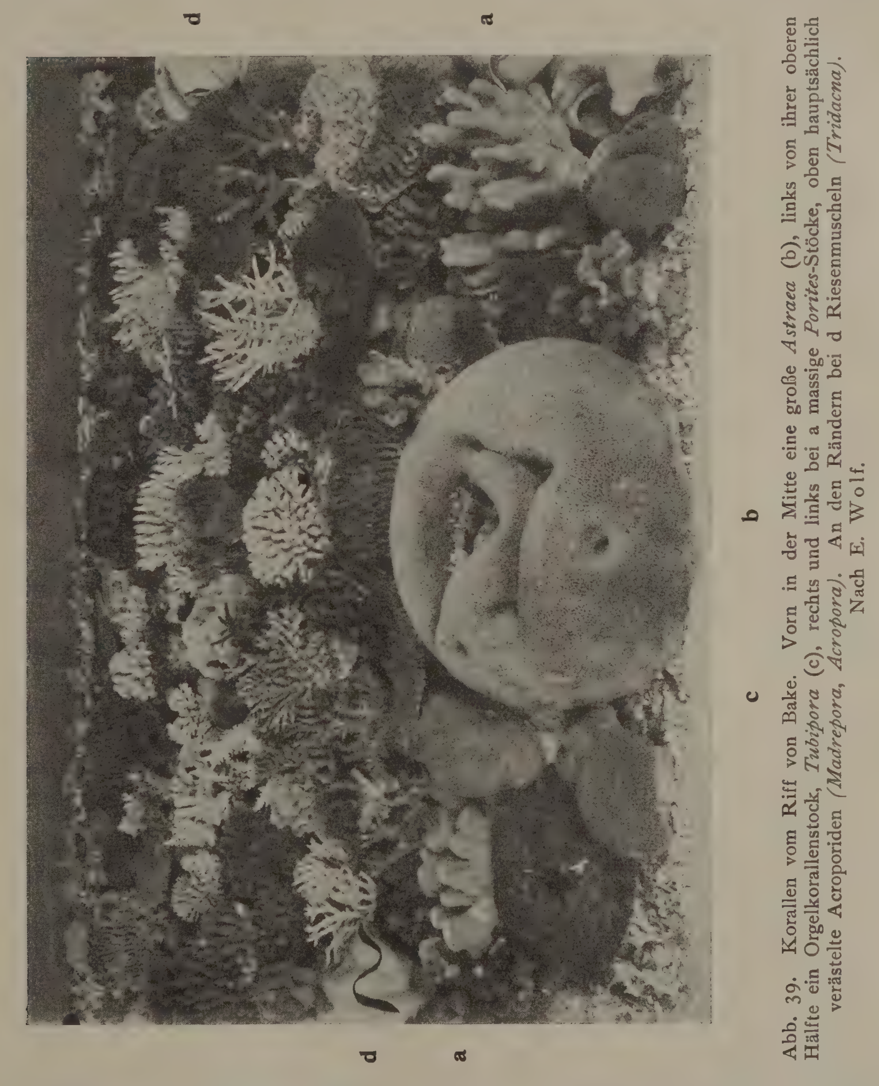


Abb. 39. Korallen vom Riff von Bake. Vorn in der Mitte eine große *Astraea* (b), links von ihrer oberen Hälfte ein Orgelkorallenstock, *Tubipora* (c), rechts und links bei a massige *Porites*-Stöcke, oben hauptsächlich verästelte Acroporiden (*Madrepora, Acropora*). An den Rändern bei d Riesenmuscheln (*Tridacna*). Nach E. Wolf.

die Bildung von Korallenriffen vorhanden. Aber nicht überall innerhalb dieser Grenzen herrscht die genügende Wasserwärme; an den Westküsten von Afrika und Südamerika bewirken kalte Auftriebwasser und Oberflächenströmungen, daß Riffkorallen nur in einem Gebiet nahe dem Äquator vorkommen, und von der Ostküste von Florida werden sie durch die kühle Nordströmung ferngehalten, während sie an der West-

küste gut gedeihen. Gegen Wärmesteigerung über das Optimum hinaus sind allerdings manche Riffkorallen wenig empfindlich; die bei tiefer Ebbe freigelegten Korallenpolypen können, in ihr Gehäuse zurückgezogen, unter direkter Sonnenbestrahlung eine Steigerung der Temperatur bis 56° ohne Schaden aushalten.

Innerhalb dieses tropischen Gürtels kann man wieder Unterabteilungen machen[45]). Ein schmälerer äquatorialer Gürtel mit Wasser von mehr als 23,4° beherbergt alle großen verästelten Arten, während die beiden Randgürtel mit Wassertemperaturen zwischen 23,4° und 20,5° hauptsächlich von den widerstandsfähigeren inkrustierenden Arten bewohnt werden. Im wärmeren Wasser überwiegt auch die Mannigfaltigkeit der Arten. Bei Port Galera (Mindoro) zählte Griffin[46]) über 180 Arten Madreporarien; Klunzinger[47]) beschreibt aus dem sehr heißen Roten Meere 128 Arten und bei Sansibar sammelte Stuhlmann[48]) 51 Arten. Dagegen ist die Zahl der Korallenarten auf dem Tortugas (25° n. Br.) kaum 30, und in den Riffen der Bermudas (32° n. Br.) hat man nur 10 Arten Madreporarien (und 2 Arten Milleporiden) gefunden[49]). Auf der Insel Laysan (fast 26° n. Br.) tritt das Wachstum der Korallen gegenüber dem der Kalkalgen ziemlich zurück[50]).

Steinkorallen gibt es allerdings auch in höheren Breiten. In unseren Meeren leben die Einzelformen *Flabellum* und *Caryophyllia*, und Kolonien von *Astroides* (S. 207) nehmen stellenweise weite Strecken ein. Auch im tiefen Wasser kommen Korallen vor, die zwar keine Riffe, wohl aber Bänke von bedeutender Ausdehnung bilden können, z. B. den „Coral-patch" im Atlantik in einer Tiefe von 800 m, dessen Ränder zu 1000—1500 m abstürzen, bedeckt von *Lophohelia prolifera* u. a.[51]). An der skandinavischen Küste, nördlich bis zu den Lofoten, besonders üppig im Trondhjemfjord, treten in 200 m Tiefe Bänke von derselben *Lophohelia* und *Amphelia ramea* auf, die sich von den tropischen Riffen im Aufbau hauptsächlich dadurch unterscheiden, daß sie nicht bis zum Wasserspiegel reichen[52]). Die riffbildenden Korallen aber reichen nur in Tiefen bis zu 40—60 m; in tieferem Wasser gedeihen sie nicht.

Das gewaltige Wachstum der Riffkorallen in den oberflächlichen Wasserschichten hängt aufs engste mit dem Eindringen des Lichts zusammen. Die Polypen dieser Korallenstöcke sind nämlich dicht erfüllt mit symbiotischen Algen, Zooxanthellen, die entweder in die Zellen der Darmwand eingebettet sind oder frei im Darmraum liegen. Gardiner[53]) konnte für eine ganze Reihe von Gattungen (*Pocillopora Prionastraea, Madrepora, Euphyllia*) den Nachweis liefern, daß sie einen merklichen Betrag von Sauerstoff abgeben, was auf lebhafte Assimilationsvorgänge hinweist. Niemals aber wurden bei diesen im Darmraum Organismen gefunden, die als aufgenommene Nahrung gedeutet werden könnten; ja bei *Prionastraea* ist sogar der Darmraum zwischen den Septen ganz geschwunden, und die Nahrung der Polypen scheint ganz aus den symbiotischen Algen zu bestehen. So wird also die für Tiere unumgänglich notwendige pflanzliche Urnahrung hier in den Tieren selbst kultiviert. Damit wird es erklärlich, daß sie des Lichtes zu ihrem Gedeihen unbedingt bedürfen. Sie wachsen bis zu den entsprechenden

Tiefen, wie an anderen Stellen Seegras oder Laminarien, unter Einrechnung der Tatsache, daß in tropischen Meeren das Licht am tiefsten eindringt. Zugleich erklärt es sich aber auch, wie sie damit als Erzeuger (S. 143 f.) zur Hauptgrundlage einer großen Lebensgemeinschaft werden können. Der Anwesenheit der Zooxanthellen sind auch die lebhaften Färbungen der Korallentierchen in gelben, gelbroten und roten Tönen zuzuschreiben; Tiefenkorallen haben ungefärbte Polypen,

Eine weitere Lebensbedingung für die Riffkorallen ist es, daß der Salzgehalt des Wassers nicht unter den normalen Betrag sinkt. Gegen eine Erhöhung desselben scheinen sie nicht empfindlich zu sein, wie ihre reiche Entwicklung im Roten Meere bezeugt. Dagegen ist Herabsetzung des Salzgehalts für sie verhängnisvoll. Daher sind in den Strandriffen, die die Küste begleiten, weite Lücken an den Stellen, wo Flüsse münden; auch alle großen Einschnitte im Wall des australischen Barrenriffs befinden sich den Flußmündungen gegenüber. Ja trotz der großen Regenarmut der Wüste am Westufer des Roten Meeres stehen dort die Häfen, die nichts andres sind als Rifflücken, in genauester Beziehung zu den Tälern, die vom oberägyptischen Gebirge herabkommen [54]); man darf daraus vielleicht den Schluß ziehen, daß in nicht weit zurückliegenden Zeiten Regenfälle hier noch häufiger waren.

Die Empfindlichkeit der Korallen gegen die Einwirkung des Flußwassers wird dadurch noch wesentlich gesteigert, daß ihnen Schlamm und Sand, die bei starkem Anschwellen der Flüsse reichlich mitgerissen werden, sehr unzuträglich sind. Deshalb fehlen Korallenriffe in der Nähe tätiger Vulkane; denn Aschenregen vernichtet die Korallen. Ebenso vermißt man sie im Mündungsgebiet des Amazonenstroms; auch in der Java-See werden sie infolge der überreichen Schlammzufuhr durch die Flüsse Borneos, Sumatras und Javas sehr beeinträchtigt und fehlen stellenweise ganz [55]).

Notwendig für das Gedeihen der Riffe ist auch ein gewisser Betrag von Wasserbewegung, die weder zu lebhaft noch zu träge sein darf. In tiefen Buchten und Einschnitten, wo sich die Strömung der Gezeiten wenig fühlbar macht, zeigt das Korallenwachstum wenig Kraft. Die besten Sammel- und Beobachtungsplätze für den Naturforscher liegen stets an den Seiten des Riffs, besonders an Vorgebirgen, die ein Stück weit ins Meer vorspringen (Hickson [56]), bei Barrenriffen und Atollen häufig an den Rändern der Kanäle, die in die Lagune führen. Mäßig bewegtes Wasser hindert den Niederschlag von Schlamm, der den Korallen so verderblich ist und der sich ja durch die Zerstörungstätigkeit der Wellen, der chemischen Agentien und der bohrenden Tiere beständig am Riff bildet. Auch bringt solche Wasserbewegung stets Sauerstoff und Nahrung mit. Zu starke Wellenbewegung jedoch verhindert das Festsetzen der Wimperlarven, die dann durch die Strömung fortgetragen werden.

Die Wachstumsgeschwindigkeit der Korallen dürfte in den oberflächlichen Schichten am größten sein. Man hat den Durchmesser einer großen Madrepore auf dem Rumpf eines vor 64 Jahren ge-

scheiterten Schiffes zu 5 m bestimmt; das gibt einen durschnittlichen Jahreszuwachs dieses Stockes von 39 mm. Andre Angaben sind niedriger, so daß man für kompakte Formen einen geringeren Zuwachs, etwa 20 mm, ansetzt; verzweigte Arten wachsen schneller. Die Karten eines Riffs sind durch den verschiedenartigen Zuwachs oft nach 20 Jahren völlig wertlos[56]. Die großen Blöcke harter Korallen, wie Astraeen, dürfen dann auf ein Alter von mehreren Jahrhunderten geschätzt werden.

Die Riffe reichen häufig bis an den Wasserspiegel; darüber hinaus können natürlich die Korallen nicht wachsen. Wohl aber vertragen es manche Arten, einige Zeit außerhalb des Wassers zu bleiben, so daß bei Ebbe die Oberfläche des Riffs, die Plattform, trocken liegt. Aus den Riffen werden Inseln, die auch über die Flutlinie hinausragen, in der Weise, daß durch starke Stürme einzelne große Blöcke vom Rande des Riffes losgerissen und auf die Plattform geschleudert werden. An ihnen findet der Erosionssand, der auf der Plattform bei Ebbe trocknet und durch die Winde verweht wird, einen Anhalt; immer mehr häufen sich um sie auch kleinere Blöcke an. So wachsen auf größere oder kleinere Strecken die Riffe 1—2 m und mehr über den Meeresspiegel empor; es bildet sich auf ihnen aus angespültem Samen eine Vegetation, zuerst auf der spärlichen Grundlage zerfallener Anspülungen, mehr und mehr in reichlicherer Ausbildung; Kokospalmen sind es besonders, die gut auf solchen Koralleninseln gedeihen. Es sammelt sich eine Schar von niederen Lufttieren: Einsiedlerkrebse und Landkrabben, Insekten und Schnecken, bald auch Vögel. Schließlich siedelt sich der Mensch an, und in seiner Begleitung die Kulturfolger aus Pflanzen- und Tierreich. Aber nicht gar so selten kommt es vor, daß bei Springflut oder gewaltigen Stürmen alles Leben von einem solchen niedrigen Eiland ins Meer gespült wird, wie im Tuamotu-Archipel 1878 und 1903[57].

Die Korallenriffe treten in verschiedenen Formen auf, als Saumriffe, Barrenriffe und Atolle, denen sich die Koralleninseln anschließen.

Die Saumriffe liegen unmittelbar an der Küste und folgen ihr genau; sie sind bei tiefer Ebbe von dort trockenen Fußes zu erreichen, indem die Plattform über den niedrigen Ebbespiegel herüberragt. Oft sind sie nur wenige Meter breit, können aber zuweilen die Breite von 1 km erreichen. Das ist verschieden, je nach der Neigung des Ufers, an dem sie sich bilden: Steilriffe steigen aus größeren Tiefen auf und sind meist schmal; Flachriffe dagegen stehen auf langsam abfallendem Boden und schieben sich ziemlich weit hinaus, z. B. bei Dar-es-Salaam[58].

Die Barrenriffe (Barrierriffe) dagegen sind von der Küste durch einen Kanal, die Lagune, mehr oder weniger weit getrennt. Inseln werden von ihnen ringförmig umgeben (Abb. 40); Festlandsküsten können auf weite Strecken von ihnen begleitet sein. Das große australische Barrenriff hat eine Länge von etwa 1900 km, die Breite seiner Lagune schwankt zwischen 38 und 150 km, die Tiefe der Lagune beträgt

30—50 m. Nach außen fallen die Barrenriffe steil ab, nach der Lagune dagegen ist der Abfall sanft.

Eine dritte Erscheinungsform sind die Atolle (Abb. 41). Das sind ring- oder hufeisenförmige, nicht selten durch Lücken unterbrochene Korallenriffe, die die Flutlinie nur wenige Meter überragen.



Abb. 40. Insel Bora Bora (Tahiti-Inseln) mit Barrenriff. Nach A. Agassiz.

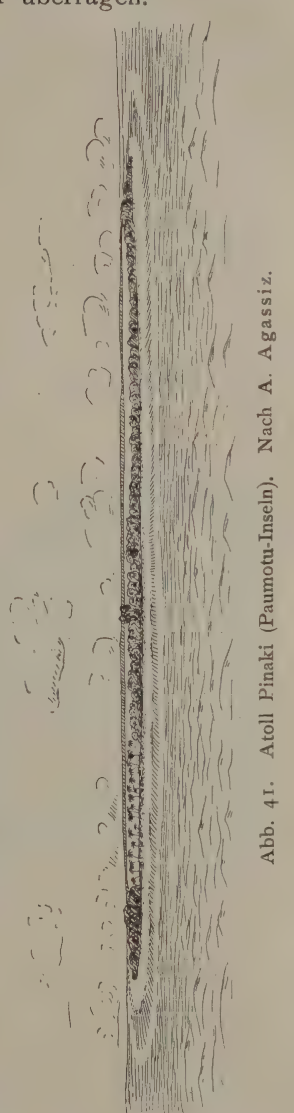


Abb. 41. Atoll Pinaki (Paumotu-Inseln). Nach A. Agassiz.

Für diese Verschiedenheit der Rifformen hat Darwin[59]) eine Erklärung zu geben versucht, die sie alle unter einen einheitlichen Gesichtspunkt bringen will. Die Grundlagen seiner Theorie werden gegeben durch die schon besprochenen Lebensbedingungen der Korallen und durch geologische Erwägungen; es sind folgende: 1. Riffkorallen gedeihen nur bis zu Tiefen von 40—60 m; 2. das Wachstum der Korallen ist am üppigsten an der Außenseite des Riffs, im Bereich des bewegten Wassers; 3. es finden Hebungen und Senkungen des Meeresbodens statt. Riffe können also nach 1) nicht aus großen Tiefen des Weltmeers heraufwachsen, sondern setzen sich auf unterseeische Erhebungen, z. B. Gipfel unterseeische Vulkane, oder auf den Boden des Eulitorals auf. An stationären Küsten entstehen also die Riffe nahe der Küste, ebenso natürlich an Hebungsküsten; das gibt also Saumriffe (Abb. 42 I). Wenn aber Küsten von Festland oder Inseln in Senkung begriffen sind, dann wird der äußere, am stärksten wachsende Rand der Riffe mehr und mehr vom Land abrücken. Durch solches Abrücken entsteht ein, nach 2), von Korallen nicht erfüllter Kanal, eine Lagune zwischen Küste und Riff; es kommt zur Bildung von Barren-

riffen (Abb. 42 II). Geht die Senkung lange fort, so kann bei kleineren Inseln, die nicht sehr hoch über den Meeresspiegel hervorragten, die Insel schließlich selbst ganz untertauchen und es bleibt das ringförmige Atoll übrig (Abb. 42 III). „Die Atolle sind die Grabsteine versunkener Inseln". Von den Barrenriffen um Inseln zu den Atollen lassen sich alle Übergänge verfolgen. Im Gambier-Archipel findet man Vulkaninseln mit umgebenden Korrallenriffen; im Archipel der „Inseln unter dem Wind" sieht man das fortschreitende Verschwinden der vulkanischen Spitzen: bei der Insel Tubuai-Manu, etwa 100 km westlich von Tahiti, ist der zentrale vulkanische Teil auf 2 Hügel reduziert, deren größerer gegen 50 m Höhe hat; die vulkanischen Piks sind infolge von Denudation verschwunden bei der Insel Motu-iti, nahe Borabora, und übrig ist nur eine seichte Plattform, die von einem Kranz niedriger Inseln umgeben ist[57]).

Die Darwinsche Hypothese fand infolge der Einheitlichkeit des Erklärungsprinzips und der einfachen Anschaulichkeit viel Beifall. Dana[60]) glaubte sie auf Grund seiner Untersuchungen pazifischer Riffe stützen zu können, und auch jetzt hat sie noch zahlreiche Anhänger.

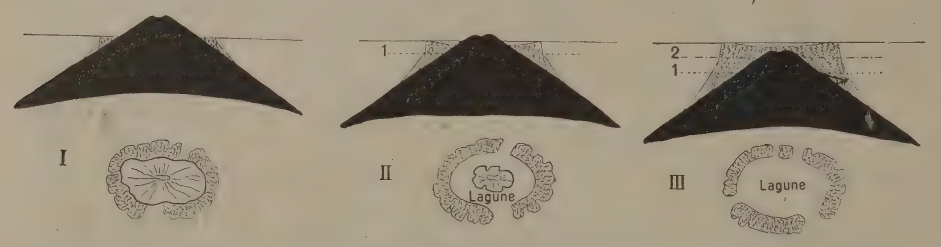


Abb. 42. Entstehung der verschiedenen Formen der Korallenriffe nach Darwin: I. Saumriff, II. Barrenriff, III. Atoll, je oben im Durchschnitt, unten im Grundriß. 1, 2 Meeresspiegel im Zustand I bzw. II.

Aber genaue Forschungen an zahlreichen Korallenriffen zeigten, daß die Verhältnisse nicht so einfach liegen. Zwar hat es sich durchaus bestätigt, daß an Hebungsküsten nur Saumriffe vorkommen, Barrenriffe und Atolle jedoch im allgemeinen fehlen, so an der Ostküste Afrikas von Dar-es-Salaam bis zum Roten Meere[61]) und im Sunda-Archipel. Aber Barrenriffe und Atolle sind in ihrem Vorkommen durchaus nicht an Senkungsgebiete gebunden; sie können sich auch an Stellen bilden, wo die Erdoberfläche stationär ist.

Gerade Beobachter, die sich lange Zeit eingehend mit der Untersuchung dieser Rifformen befaßt haben, wie Semper[62]), Murray[63]), Agassiz[64]), Krämer[65]), Gardiner[66]), Jones[67]) u. a.[68]) stimmen darin überein, daß Darwins Theorie hier nicht zutrifft. Sie betonen zumeist die große Bedeutung, die der Abtragung durch Wellen und Atmosphärilien, der submarinen Erosion und der chemischen Auflösung des kohlensauren Kalkes durch das Meerwasser für die Bestimmung der Riffhöhe und die Bildung der Lagune zukommt. Semper wies darauf hin, daß im Gebiete der Palau-Inseln Atolle, Barren- und Saumriffe in verhältnismäßig enger Nachbarschaft auf dem gleichen Gebiete

vorkommen. Auf Tahiti ist die Nord-, West- und Südseite von einem breiten Saumriff umzogen; auf der Ostseite dagegen hat sich, unter dem ununterbrochenen Einfluß der heftigen Passatwinde eine breite und tiefe Lagune zwischen Riff und Küste gebildet, deren Entstehung durch Erosion sich in allmählichen Übergängen deutlich verfolgen läßt (Agassiz[64]), S. XVI u. 144). Ebenso gehen auf den Fidschi-Inseln oft die breiten Saumriffe allmählich in Barrenriffe mit schmaler Lagune über (ebenda S. XXIII). Für die gewaltige Wirkung der Erosion des Meeres ist die Metis-Untiefe im Tonga-Archipel ein lehrreiches Beispiel: noch 1875 eine Insel von etwa 9 m ü. M. wurde sie später auf 40 bis 50 m Meereshöhe gehoben und ist jetzt zu einer unterseeischen Platte von 30 m unter dem Meeresspiegel abgetragen[64]) (S. XVIII f.).

Mit diesen abtragenden Wirkungen tritt einerseits das Wachstum der Korallen in Widerstreit; andererseits werden die erodierten Lagunen durch Korallensand, der von den Wellen hereingeschwemmt wird und durch Kalkstaub, den die Winde von den gehobenen Riffflächen und Plattformen hereinwehen, wieder ausgefüllt, und es kann dadurch zur Verbreiterung des Landrandes und zur Bildung von Untiefen, Inselchen und sekundären Lagunen kommen.

Die Fülle der konkurrierenden Einflüsse und die verschiedene Einstellung des Gleichgewichts zwischen auf- und abbauenden Wirkungen unter dem Einfluß der herrschenden physikalischen Bedingungen hat zur Folge, daß in den einzelnen Riffgebieten, besonders des Indopazifik, das Aussehen der Riffbildungen ungleich ist, entsprechend den örtlichen Verhältnissen. Dazu kommt die Verschiedenheit des jeweils vorhandenen Materials: lockerere und festere vulkanische Bildungen, tertiäre Kalkfelsen oder moderner Korallenkalk, Konglomerate und Breccien sind diesen Einflüssen unterworfen und verhalten sich dazu verschieden. Schnelle einheitliche oder stufenweise oder langsame Hebung bedingen ebenfalls verschiedene Ergebnisse. So ist jedes Korallenriff ein individuelles Gebilde, das Erzeugnis einer ganzen Summe von Faktoren und kann nur aus seiner besonderen Geschichte verstanden werden. Die von Darwin angenommene Einheitlichkeit des Geschehens aber besteht nur in beschränktem Maße.

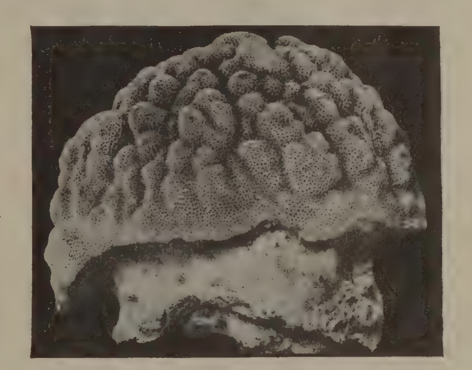


Abb. 43. *Porites* sp. Nach T. W. Vaughan aus R. Hartmeyer.

Die Anordnung der Korallen im Riff ist durchaus keine gleichmäßige. Am oberen Rande des Riffs, im Brandungsbereich, wachsen in der Hauptsache *Porites*- (Abb. 43) und *Millepora*-Arten; „sie allein scheinen imstande zu sein, der Wut der Brandung an ihrem äußeren Rande zu widerstehen und bilden mit den Nulliporen einen Wellenbrecher, der ein Abbröckeln durch die Wogen hindert" (Darwin).

Auch die Asträen können im flachen Wasser wachsen und ohne Schaden zur Ebbezeit trocken liegen; deshalb gehen sie auch in der Regel um 30 cm höher hinauf als *Maeandrina*[69]). Die verästelten Madreporen haben in verschiedener Tiefe ungleichen Wuchs. Nahe der Ebbelinie bilden sie hauptsächlich rasige, flach ausgebreitete Stöcke; am Abfall bieten sie auf weite Strecken Blattnetze und Vasenformen, die als tafelförmige Vorsprünge und Terrassen auftreten; die bis über 1 m hohen Strauch- und Baumformen gehören fast ausschließlich der Tiefe an und bilden dort ganze Buschwälder[70]). Diese verschiedenen Wuchsformen gehören nicht selten zur gleichen Art. So tritt unter dem Einfluß der äußeren Bedingungen *Madrepora muricata* in drei Formen auf; am kompaktesten ist die forma *palmata*, am schlanksten f. *cervicornis*, dazwischen steht die f. *prolifera* (Abb. 44); ähnlich die *M. scherzeriana* des Roten Meeres und *Porites*-Arten. Eigentlich felsbildend aber sind die lockeren und spröden *Madrepora*-Arten nicht. „Die Quader des Klippengebäudes liefern die Massenformen, so die zu ungeheuren Kugeln oder Säulen geballten *Porites*, die in gerundeten Wällen die Felsvorsprünge umsäumenden *Maeandrina*, die große Zunft der Asträen“[70]).

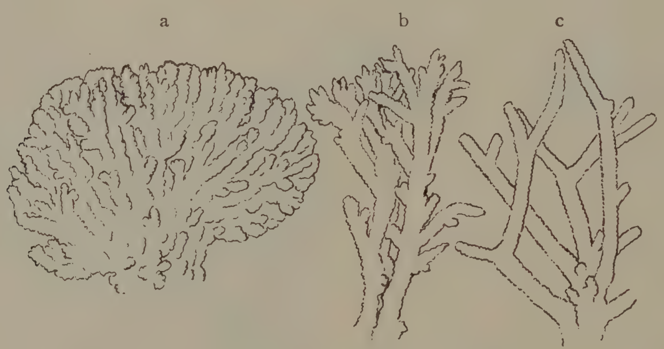


Abb. 44. Umrisse der Standortsformen von *Madrepora muricata*. a) *forma palmata*, b) *f. prolifera*, c) *f. cervicornis*. Nach T. W. Vaughan.

Das Korallenriff bietet die Unterlage für ein überaus reiches Tierleben, wie es selbst in den Tropenmeeren sonst wohl kaum in solcher Fülle gefunden wird. Auf den Korallenriffen von Port Galera, Mindoro, wurden festgestellt (Griffin): 111 Arten Alcyonarien, wenige Seesterne und Seeigel, aber zahlreiche Schlangensterne, Haarsterne und Holothurien, 70 Arten Borstenwürmer, 3 Echiuriden, 10 Sipunculiden, 200—250 Arten Krebstiere, darunter 25—30 Einsiedlerkrebse; die Zahl der Schnecken- (ohne Nudibranchier) und Muschelarten an den Riffen von Mahébourg (Mauritius) beläuft sich auf 336 (Möbius). Seiner Tracht nach reiht sich dieses Tierleben dem des Felsengrundes an. Die Bedingungen für eine so reiche Ausgestaltung sind aber, neben der allgemeinen Gunst der Verhältnisse im Tropenmeer, einmal der Reichtum an Nahrung und zweitens die günstige Wohngelegenheit.

Was die Nahrung angeht, so sind die Riffkorallen mit ihren symbiotischen Algen zu den Erzeugern zu rechnen. Sie selbst bilden

denn auch zum Teil die Nahrung für die Mitbewohner des Riffs. Dazu wachsen hier in buntem Gemisch Grün-, Braun- und Rotalgen, die ebenfalls ihre Kostgänger haben. Die Brandung bringt Detritus und Plankton herbei, die einer Menge von Formen zur Nahrung dienen. Nach den Friedtieren wiederum ziehen sich die Räuber.

Für die ganze Tiergesellschaft mit sehr verschiedenen Ansprüchen, mit dem Bedürfnis, sich zu schützen und zu verstecken, bietet das Riff eine weit bessere Unterlage als der kompakte Felsen. Es ist von Räumen und Höhlen durchsetzt wie ein Schwamm; weite Grotten, tiefe schluchtartige Brunnen, die untereinander und mit dem Meere in Verbindung stehen, Gruben und Spalten, Zwischenräume bieten eine Menge von Schlupfwinkeln und Versteckplätzen. Selbst die einzelnen Steine sind porös, und wenn man einen zertrümmert, so überstürzt sich die buntgestaltige Schar seiner Bewohner, in wirrem Durcheinander nach allen Seiten fliehend. Zwischen den Ästen der Porites und vor allem der Madreporen finden sich weitere Verstecke in Menge. Und als ob selbst diese Fülle noch nicht ausreichte, schafft sich eine ganze Anzahl verschiedenster Formen Wohnungen durch Einbohren in den Stein. Wie anziehend dieser Biotop für andere Tiere ist, zeigt die Untersuchung eines vereinzelten Madreporenstocks, der fern vom eigentlichen Riff auf Sandboden steht; dieser hat die ganze Tierwelt in weitem Umkreis in sich aufgesogen, er wimmelt von Bewohnern inmitten einer tierarmen Umgebung[71]).

Es gibt kaum eine benthonische Tiergruppe, die nicht Vertreter auf und im Korallenriff hätte. Bei der ungeheuren Menge von Formen, die sich hier zusammenfinden, muß es genügen, die hauptsächlichsten gemeinsamen Züge hervorzuheben.

Wie allgemein auf Felsuntergrund, so kommen auch hier viele festsitzende Tiere vor. Neben den riffbauenden kann man auch noch riffbewohnende Korallen unterscheiden, deren Massigkeit und Zahl nicht genügt, den Bau wesentlich zu vergrößern, die aber regelmäßige Gäste des Riffes sind, z. B. die proteusartig vielgestaltige solitäre *Fungia*. Aktinien sind in Menge vorhanden, darunter die riesigen Discosomatiden mit einer Mundscheibe bis 0,5, ja bis 1,2 m (*Stoichactis*) im Durchmesser. Rindenkorallen (Gorgoniden) sind stellenweise massenhaft, besonders auf den westindischen Riffen; auf den Tortugas beginnt in 10 m Tiefe eine besondere Gorgonidenstufe. Schwämme finden sich in allen Größen, bis zum gewaltigen Neptunsbecher (*Poterion*).

Den festsitzenden Formen kann man die Muscheln anreihen, die sich hier durch besondere Dicke der Schale auszeichnen: Austern, Perlmuscheln, die stachligen *Spondylus*; die Riesenmuschel *Tridacna* ist eine Leitform der indopazifischen Riffe, sie erreicht ein Schalengewicht bis über 250 kg. Unter den Muscheln ist auch eine Anzahl Bohrer vorhanden, wie *Lithodomus*; andre, z. B. *Coralliophaga*, werden von den Korallenstöcken umwachsen. Festsitzend sind auch manche Schnecken, So lebt *Leptoconchus* in Höhlen, die nur durch einen engen Spalt nach außen offen sind; offenbar vermag er die Höhlen seinem Wachstum entsprechend zu erweitern. Zu einer merkwürdigen Umbildung führt

das Leben zwischen den Korallen bei der Schnecke *Magilus*; sie hat anfangs eine aufgewundene Schale und sitzt in Spalten zwischen Korallen fest; wenn aber die Korallen weiter wuchern, ändert die Schnecke die Wachstumsrichtung ihres Hauses und baut es in mehr oder weniger gerader Richtung weiter, um die Verbindung mit der Oberfläche zu behalten, während sie ganz umwachsen wird (Abb. 15, S. 178); dabei füllt sie das gewundene Ende des Gehäuses und später auch den gestreckten Gang völlig mit Kalk aus und schiebt so ihren Körper immer weiter vor. Auch Röhrenwürmer sind an den Riffen nicht selten und beteiligen sich zuweilen wirksam an deren Aufbau (vgl. S. 216).

Sehr eigenartig sind die Schnecken dieses Biotops. Im indopazifischen Gebiet, wo die Korallenbauten so überaus häufig sind, ist die Verteilung der Gastropoden geradezu durch sie bestimmt, und überall, wo man Korallen trifft, findet man auch eine durch häufige Arten gekennzeichnete Molluskenfauna [72]). Außer den schon genannten Schnecken (*Leptoconchus, Magilus*) zeichnet sich durch besondere Anpassung die Familie Coralliophila aus, nahe verwandt mit den Purpurschnecken; ihre sonst recht verschiedenen Angehörigen besitzen in dem Verlust der Zungenbewaffnung ein gemeinsames Merkmal, wohl weil sie sich vom Schleim der Korallentiere nähren, die Raspel der Zunge also entbehren können.

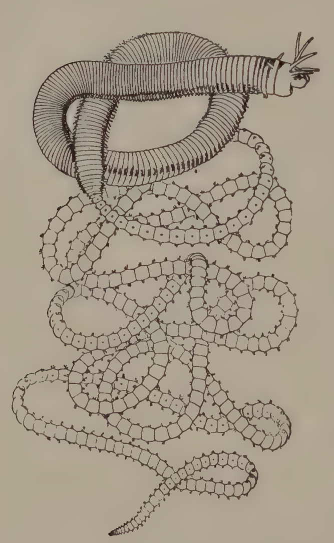


Abb. 45. Palolowurm *(Eunice viridis)*. Das dicke Vorderende bleibt im Riff, das dünnere Hinterstück reißt ab und schwärmt als Palolo aus. Etwa nat. Gr. Nach Woodworth aus Boas.

Einige Raubborstenwürmer, die in den Spalten und Gängen der Riffe wohnen, zeichnen sich durch eigenartige Fortpflanzung aus. Der Palolowurm (*Eunice viridis*, Abb. 45) der Südseeriffe (Samoa-, Fidschi-, Tonga-, Gilbert-Inseln, Neue Hebriden u. a.) diene als Beispiel. Nur der hintere Abschnitt des Wurms bringt Geschlechtsprodukte hervor und wird zu deren Entleerung nach erlangter Reife abgeschnürt; er verläßt die Schlupfwinkel des Riffs und schwärmt ins freie Wasser an die Oberfläche aus. Das geschieht zweimal im Jahre, jedesmal bei vielen Würmern gleichzeitig, an einem bestimmt berechenbaren Tage, nämlich im Oktober und im November an dem Tage vor dem letzten Mondviertel und an diesem selbst [73]); dann wimmelt das Meer so von solchen Wurmstücken, daß die Eingeborenen sie mit Körben schöpfen zu willkommenem Festschmaus. Ähnlich kommt in Amboina der „Wawo“ 2—3 Tage nach dem Märzvollmond aus dem Riff hervor (Rumphius), oder aus den Riffen der Dry Tortugas (bei Florida) *Eunice furcata* [74]).

Krebse sind auf den Riffen überaus häufig, vielfach versteckt in Spalten und zwischen den Ästen der Madreporen. In ihrem Vorkommen eng an die Korallen geknüpft sind die Alpheiden (Abb. 46), kleine

langschwänzige Zehnfüßer, die mit ihren Scheren einen knackenden Ton hervorbringen können; von 79 Arten Langschwanzkrebsen, die Gardiner auf den Maladiven-Riffen erbeutete, gehören 76 Arten zu den Alpheiden. Auch Krabben sind häufig, vor allem kleine Rundkrabben (Cyclometopa). Den Korallenbauten eigen ist die Familie der Trapeziiden (Abb. 47), die sich im Dickicht der Äste fein verzweigter Korallenarten aufhalten; auf einem Riff kommt stets nur eine Art *Trapezia* vor, und zwar auf eine bestimmte Korallenart beschränkt, z. B. auf einem Riff südlich Dar-es-Salam *Tr. rufomaculata* auf *Pocillopora favosa*, oder auf dem Uyanga-Riff *Tr. guberrima* auf *Madrepora haimei*[75]).

Groß ist die Zahl der Fischarten, die mit dem Riff verknüpft sind. „Die Korallenriffe der Südsee schwärmen buchstäblich von Fischen. Die größeren Arten leben in den tieferen Kanälen und schwimmen ein und aus unter Entfaltung glänzendster Farben. Die kleineren

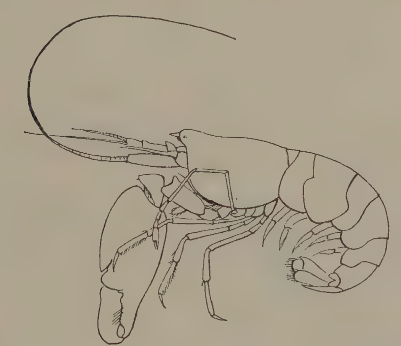


Abb. 46. *Alpheus bermudensis.* Etwa 2 × nat. Gr. Nach C. Spence Bate.



Abb. 47. *Trapezia rufopunctata* var. *intermedia.* Nat. Gr. Nach E. J. Miers.

Arten ... leben an der Oberfläche der Riffe und werden, wenn die Flut zurückgeht, auf die Tümpel verteilt. Viele dieser Riffische ... haben ein Farbmuster, das auf dem Hintergrunde der Korallenriffe keine Aufmerksamkeit auf sich zieht, und halten sich dann ständig im Schutz der Felsen. Andere zeigen sog. Warnfarben, indem ihre Töne von Blau, Scharlach, Gelb und Grün in lebhaftem Gegensatz zu dem benachbarten Felsen stehn"[76]). „Gewisse Typen der Zeichnung und der äußeren Form wiederholen sich bei Gattungen verschiedener Familien zuweilen so auffällig (Abb. 48 und 49), daß man früher solche Fische im System zueinander stellte..., so die hohe Körperform mit senkrechter schwärzlicher Bänderzeichnung und langen, nach hinten lappig vorspringenden Vertikalflossen bei vielen Squamipenniern (*Chaetodon* Abb. 48b, *Holacanthus* Abb. 49b) und Pomacentriden (*Dascyllus* Abb. 48a, *Glyphidodon*); ebenso finden sich manche Ähnlichkeiten in der länglich-elliptischen Körperform, der langgedehnten, einfachen Rückenflosse, der oft punktierten oder auch senkrecht gebänderten Zeichnung des Rumpfes und der wellig-streifigen Zeichnung des Kopfes, der gerundeten oder nur flach mondförmig ausgeschnittenen Schwanzflosse

zwischen Arten der Gattung *Serranus* unter den Percoiden und manchen Labriden... Auch in Familien von sonst einförmiger Körperfärbung

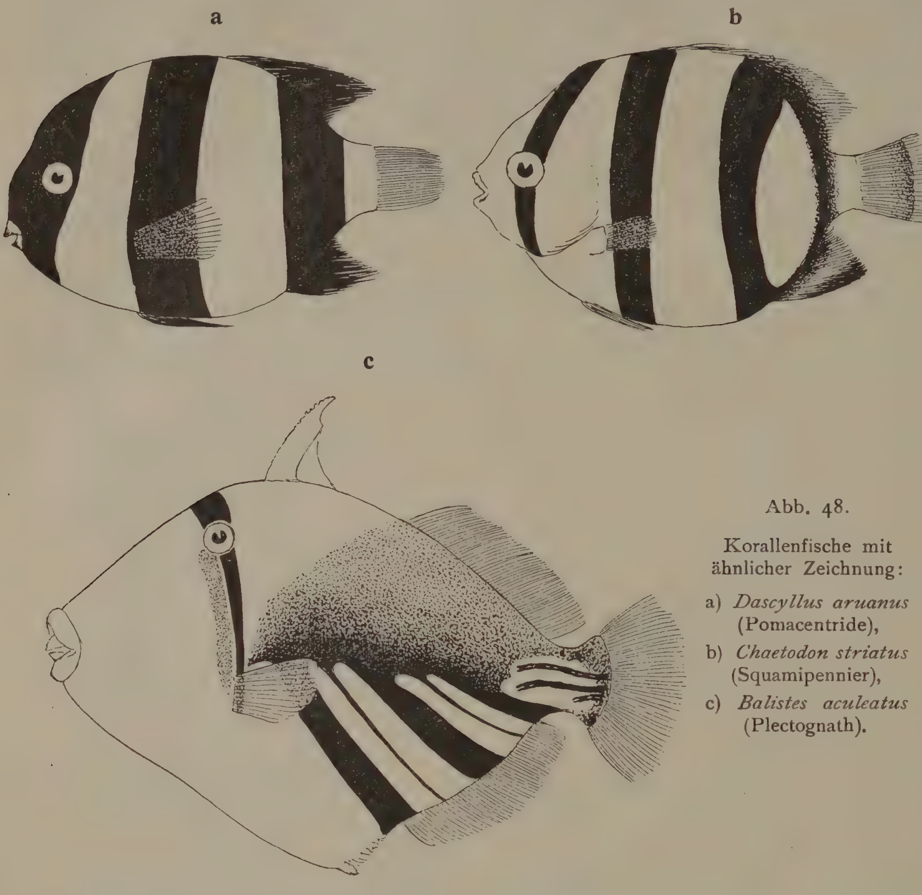


Abb. 48.

Korallenfische mit ähnlicher Zeichnung:

a) *Dascyllus aruanus* (Pomacentride),
b) *Chaetodon striatus* (Squamipennier),
c) *Balistes aculeatus* (Plectognath).

finden wir im indischen Archipel auf Korallengrund lebhaft gezeichnete, so die gebänderte Zunge (*Synaptura zebra*) und die fleckigen Muränen.



Abb. 49. Korallenfische von ähnlichem Umriß: a) ein Pomacentride *(Microspathodon dorsalis)*, b) ein Squamipennier *(Holacanthus tricolor)*. Nach Jordan and Evermann.

Dagegen kommt die unter den Fischen sonst so verbreitete Silberfarbe bei den Korallenfischen fast nie vor."[77] Andere Fische zeigen eine

konvergente Anpassung darin, daß ihre meißelförmigen Zähne vorn im Kiefer zu einem klingenförmigen Gebiß vereinigt sind, das ihnen gestattet, kleine Korallenästchen abzubeißen; so ist es bei den schon genannten Pomacentriden (Abb. 48a), bei den Spariden (Abb. 50b) und bei den zur Unterordnung der Haftkiefer (Plectognathi) vereinigten Formen, die als Druckerfische (*Balistes*, Abb. 48c), Kofferfische (*Ostracion*) und Igelfische (*Diodon*, Abb. 50a, *Tetrodon*) bekannt sind. Trotz Kalkskelett und Nesselkapseln werden die Korallenstöcke von diesen Fischen abgeweidet, wie z. B. Darwin und Lesson beobachtet haben; im Magen von *Diodon* fanden Quoy und Gaimard Korallen bis zu 1 kg in ziemlich großen Stücken.

Bei solch gedrängtem Zusammenleben zahlreichster Tiere auf engem Raum ist der Wettbewerb ein überaus heftiger. Noch mehr

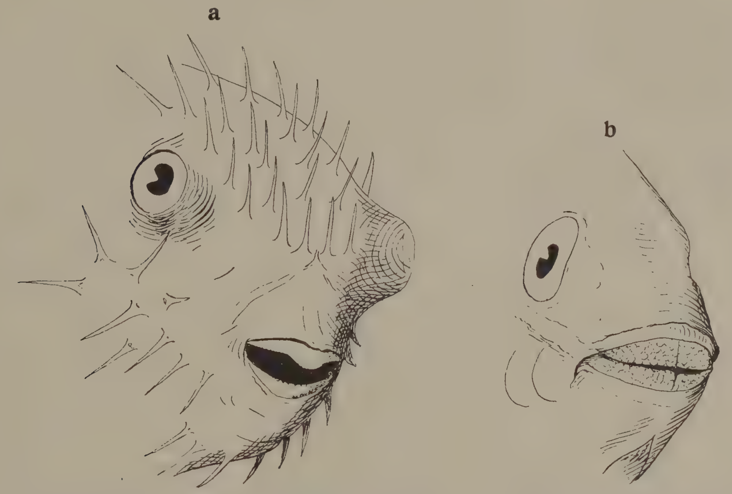


Abb. 50. Korallenfische mit messerförmigen Schneiden (aus verschmolzenen Zähnen) in den Kiefern: a) *Diodon hystrix*, b) *Sparisoma aurofrenatum*. b nach Jordan and Evermann.

als sonst auf Felsuntergrund fallen daher hier die Schutzanpassungen auf. All die zahlreichen Schlupfwinkel des Riffs, Spalten und Lücken, Astwerk der Korallen, auch die Bohrlöcher, deren Hersteller gestorben sind, finden Schutzbedürftige, die sich dort verstecken. Viele lassen sich von Korallen umwachsen (die Schnecken *Magilus* und *Vermetus*, die Muschel *Coralliophaga*, der Sternwurm *Sipunculus*), noch andere bohren sich selbst Wohnungen, wie Seeigel, Bohrmuscheln, die Balanide *Pyrgoma* und die Entenmuschel *Lithotrya*. Krabben maskieren sich mit Schwämmen; Fische und Tintenfische passen ihre Farben dem Untergrund an. Kleine Garnelen und Fische (Pomacentriden: *Amphiprion*, *Trachichthys*, *Psenes*)[78]) suchen Schutz zwischen den nesselnden Tentakeln einer Seerose (*Stoichactis* u. a.), der sie in der Färbung ähneln, ja sie flüchten sich sogar in den Darmraum dieses Tieres. Die grellen Farben der Korallenfische sind wohl als Warnfarben gedeutet; in der Tat sind manche dieser Fische giftig. Wahrscheinlich dürfte

diese Deutung auch zutreffen für das emeraldgrüne, glänzend orange gefleckte Kleid einer Schnecke, des Hinterkiemers *Bulla*, die sich auch durch ihren unangenehmen Moschusgeruch als ungenießbar ankündigt.

Nicht überall ist jedoch die Lebensfülle der Korallenriffe gleich. Die Paumotu-Inseln, am weitesten vorgeschoben gegen den offenen, inselfreien Teil des Pazifik, haben an dessen Sterilität Anteil. Nicht nur ist die Zahl der Korallenarten viel kleiner, als man sie sonst in diesen Breiten trifft, sondern auch die Mitbewohner des Riffes sind nicht so mannigfaltig wie anderswo; auffällig ist das völlige Fehlen der großen fleischigen Alcyonarien, wie sie an den australischen Riffen so häufig sind; auch Gorgonien sind spärlich; Spongien sind nur wenige da; die Riesenmuscheln (*Tridacna*) sind mit 15—45 cm Länge zwerghaft gegenüber den Riesen von Queensland[79]). Auch auf Tahiti fällt das Fehlen der Gorgonien und Alcyonarien auf.

Der Gesamteindruck eines Korallenriffs ist überwältigend durch Farbenpracht und Formenfülle, die den Namen tuine, Gärten, rechtfertigen, mit dem die Holländer auf den indischen Inseln die Riffe bezeichnen: „bezaubernde Korallenhaine, wo jedes Tier zur Blume wird“ (Haeckel). „Ein Korallenriff kann man nicht eigentlich beschreiben; man muß es sehen, um es ganz zu würdigen.“ Meister der Naturschilderung wie Haeckel[80]) und Kükenthal[81]) haben sich daran versucht; feine Beobachter kleinster Einzelheiten wie Klunzinger[82]) haben eingehende Schilderungen gegeben, E. von Ransonnet[83]) hat sie mit dem Pinsel des Künstlers festgehalten. Nicht überall aber ist der Habitus der Korallenriffe gleich, trotz aller gemeinsamer Züge. „Während die Riffe von Tur (Rotes Meer) sich durch vorwiegend warme Farbtöne, Gelb, Orange, Rot, Braun auszeichnen, herrscht auf den Korallengärten von Ceylon die grüne Farbe in den mannigfachsten Schattierungen und Tönen vor; gelbgrüne Alcyonien stehen neben seegrünen Heteroporen, malachitgrüne Anthophyllen neben olivgrünen Milleporen, smaragdgrüne Madreporen und Asträen neben braungrünen Montiporen und Maeandrinen.“ [84])

Das Tierleben in den Lagunen der Barrenriffe und Atolle weicht meist von dem des Außenriffs im Gesamteindruck wesentlich ab. Die Korallen selbst genießen hier meist Schutz vor stärkeren Wellen und haben daher ein ganz anderes Aussehen als auf der Außenseite; sie sind oft schlank, dünn verzweigt und zerbrechlich. Auch bilden sie meist nicht so zusammenhängende Strecken, sondern Flecken und Anhäufungen an beschränkten Stellen. In den Lagunen der Marshallinseln sind Milleporen die häufigsten Korallen, daneben *Porites*. Auch solitäre Korallen finden sich nicht selten in der Lagune. Der Boden der Lagune ist, außer wo lebhaftere Strömungen vorhanden sind, meist von Korallensand und Kalkschlamm bedeckt. Auf Rechnung des Korrosionsschlamms, der vom Außenriff in die Lagune hineingeschwemmt wird, ist wohl das geringe Korallenwachstum in großen Teilen der Lagune zu setzen. Im übrigen ist die Menge der Tiere in den Lagunen recht verschieden, entsprechend den großen Verschiedenheiten derartiger Wohnplätze. So fand Agassiz die Lagunen von

Pinaki und von Rangiroa fischreich; doch sind die Fische hier im Gegensatz zu denen des Riffs meist matt gefärbt. In Pinaki waren die tieferen Teile der Lagune reich an lebenden Riesenmuscheln (*Tridacna*), die dort stellenweise gedrängt sitzen wie die Austern auf einer Austernbank; auch eine *Arca*-Art bedeckt dort streckenweise den Boden der Lagune.

Literatur.

1) Année biol. 2, S. 558—587 u. 3, S. 567—595. — 2) J. Murray, C.R. 3. Congr. Int. Zool. Leyden, S. 107. — 3) *Engelhardt, Selachier, S. 71—80. — 4) J. G. Petersen u. P. B. Jensen, Rep. Danish Biol. Stat. 20. R. Issel, ZJb. Syst. 33, S. 379—420. — 5) W. Garstang, Qu. J. Mi. Sc. N. S. 40, S. 211—231. — 6) L. Scheuring, ZJb. Physiol. 38, S. 115. — 7) L. Dantan, Arch. zool. exp. (4) 3, S. LXXV. — 8) P. Pappenheim, S.B. natf. Frde. 1905, S. 97—102. — 9) Mitt. Prüfungsanstalt f. Wasserversorgung, Heft 16, S. 164. — 10) M. A. Hérubel, Bull. Soc. Zool. France 28, S. 111—124. — 11) Bihang Svenska Vet. Ak. Handl. 5, Nr. 22. — 12) Rep. Danish Biol. Stat. 1918 (The Sea Bottom). — 13) A. Appellöf bei *Murray and Hjort, Ocean, S. 457—560. — 14) *Joubin, Oceans, S. 81. — 15) J. Hjort bei *Murray and Hjort, Ocean, S. 443. — 16) F. Keeble, Plant-Animals. Cambridge 1912 (Cambr. Manuels of Science). — 17) *Joubin, Océans, S. 189ff. — 18) *Schomburgk, Reisen 1, S. 106f. *v. Martens, Ostasien, S. 328f. Fr. Johow, Kosmos 1884, S. 415—426. *Hickson, North Celebes, S. 140—146. *Beebe, Wilderness, S. 10ff. *Koningsberger, Java, S. 443—449. — 19) L. Baumeister, Zool. Jb. An. 35, S. 341—353. — 20) W. Mielck, Wiss. Meeresunters. N. F. 13 (Helgoland), S. 180. — 21) *Grube, Triest und Quarnero, S. 47f. — 22) G. John, Arch. f. Natg. 55^1, S. 268—302. — 23) C. W. S. Aurivillius, K. Svenska Vet. Ak. Handl. 23, No. 4. — 24) A. Dohrn, Z. f. wiss. Zool. 25, S. 471. — 25) Th. Krumbach, Zool. Anz. 44, S. 445. — 26) Arch. f. Natg. 54^1, S. 232f. — 27) *Darwin, Werke 1, S. 274. — 28) Mitt. Zool. Stat. Neapel 13, S. 521ff. — 29) ZJb. Suppl. 11, S. 5. — 30) Verh. D. zool. Ges, 1899, S. 235 u. 237. — 31) H. Menke, Zool. Anz. 37, S. 19—30. — 32) E. S. Russel, Proc. zool. Soc. 1907^2, S. 856—870. — 33) L. Joubin, Bull. Inst. océan. Nr. 115, S. 9ff. und Nr. 67, S. 25. — 34) C. G. J. Petersen, Rep. Danish Biol. Stat. 1918, S. 16. — 35) L. Joubin, Bull. Inst. océan. Nr. 172, S. 5f. — 36) B. B. Woodward, Proc. Malac. Soc. London 8, July 1909. — 37) L. Joubin, Bull. Mus. océan. Nr. 71. — 38) Sammlung wiss. Vorträge (Virchow und Holtzendorff), Nr. 122, S. 7. — 39) Rep. Danish Biol. Stat. 1913, Appendix, S. 35. — 40) J. Guérin-Ganivet et R. Legendre, Bull. Mus. nation. hist. nat. 1909, S. 17—19. — 41) K. Möbius, S.B. Ak. Wiss. Berlin 1893^1. — 42) *Saville Kent, Barrier Reef, S. 253—257. — 43) W. A. Herdman, Ceylon Pearl Oyster Report, bes. Bd. 5, S. 110 u. 445—448. — 44) *W. Thomson, Atlantik 1, S. 304. — 45) *Joubin, Océans, S. 297f. — 46) Int. Rev. Hydrob. 6, S. 330ff. — 47) Koralltiere des Roten Meeres. Berlin 1879. — 48) E. v. Marenzeller, Jahrb. Hamburger wiss. Anstalten 18, S. 119. — 49) *Moseley, Naturalist, S. 24. — 50) *Schauinsland, Laysan, S. 93. — 51) Ch. Gravier, Revue scientif. (5) 10, S. 390. — 52) Hj. Broch, Naturwiss. 10, S. 804ff. — 53) Proc. 4. Int. Congr. Zool. Cambridge 1898, S. 118—123. — 54) *Klunzinger, Oberägypten, S. 228. — 55) M. Weber, Petermanns Mitt. 46,

S. 189. — **56**) *Hickson, North Celebes, S. 25 ff. — **57**) L. G. Seurat, Bull. Mus. océanogr. Nr. 65. — **58**) A. E. Ortmann, ZJb. Syst. 6, S, 645. — **59**) *Werke 11. — **60**) J. D. Dana, Corals and Coral Islands. New York 1874. — **61**) A. E. Ortmann, Zool. Jb. Syst. 6, S. 645. C. Crossland, Journ. Linn. Soc. London 31, S. 14—30. Ch. Gravier, Verh. 8. Int. Zool. Congr. Graz, S. 688. — **62**) Z. f. wiss. Zool. 13, S. 563—569. — **63**) Proc. Roy. Soc. Edinburgh 17, S. 79. — **64**) Mem. Mus. Comp. Zool. Harvard Coll. 28. — **65**) Bau der Korallenriffe, Kiel 1897. — **66**) Proc. Cambridge Phil. Soc. 9, S. 418—503. — **67**) Proc. Zool. Soc. 1909, S. 671—679. — **68**) W. May, Zool. Cbl. 9, S. 229—245. — **69**) *Moseley, Naturalist, S. 332 — **70**) *Klunzinger, Oberägypten, S. 363. — **71**) W. Kükenthal, Abh. Senckenberg. Ges. 22, S. 48. — **72**) *P. Fischer, Manuel de Conchyliol., Paris 1895, S. 156. — **73**) A. Krämer (vgl. Nr. 65), S. 168. — **74**) A. G. Mayer, Publ. Carnegie Inst. Washington Nr. 102, S. 105—112. — **75**) A. E. Ortmann, ZJb. Syst. 10, S. 201—216. — **76**) D. St. Jordan and A. Seale, Bull. Bureau of Fisheries. Washington 1906, S. 176. — **77**) *v. Martens, Ostasien 1, S. 322 f. — **78**) *Saville Kent, Barrier Reef, S. 145. F. Pax, ZJb. Suppl. 11, S. 234. — **79**) A. Agassiz, Mem. Mus. Comp. Zool. 28, S. 30 u. 150. — **80**) E. Haeckel, Arabische Korallen. Berlin 1876. — **81**) Abh. Senckenberg. Ges. 22, S. 49. — **82**) *Klunzinger, Oberägypten, S. 353 ff. — **83**) Reise von Kairo nach Tor zu den Korallenbänken des Roten Meeres. Wien 1863. Mit 5 Tafeln. — **84**) E. Haeckel, Indische Reisebriefe. Berlin 1883. S. 189 f.

XIII. Die Lebensgebiete des Meeres.

2. Das Pelagial.

Wie im Benthal, so lassen sich auch im Pelagial zwei Stufen unterscheiden, die in senkrechter Richtung aufeinander folgen, das durchlichtete (euphotische) Pelagial und das lichtlose (aphotische, abyssale) Pelagial. Eine scharfe Abgrenzung dieser beiden Stufen gegeneinander ist nicht möglich; ganz allmählich geht die eine in die andere über, und man kann noch Zwischenstufen unterscheiden, die freilich ebensowenig scharf begrenzt werden können. Da die Tiefe, bis zu der das Licht in das Wasser eindringt, in den Tropen größer ist als an den Polen und da sie ferner zeitlich schwankt mit dem wechselnden Einfallswinkel der Strahlen, so reicht an verschiedenen Orten und am gleichen Ort zu verschiedenen Zeiten die euphotische Stufe verschieden weit in die Tiefe. Man setzt im allgemeinen die Grenze auf 400—200 m an.

Hier soll zunächst das Pelagial im allgemeinen betrachtet und dabei das euphotische Pelagial den Betrachtungen zugrunde gelegt werden. Die Besprechung des abyssalen Pelagials wird besser mit dem des abyssalen Benthals vereinigt (Kap. XIV); denn in abyssischen Tiefen zeigen benthonische und pelagische Tiere so viele gleichgerichtete, analoge Umbildungen, daß bei gemeinsamer Besprechung die Gleichartigkeiten wirksamer herausgehoben und Wiederholungen vermieden werden können.

Gemeinsam für alle pelagischen Tiere ist ihre Unabhängigkeit vom Untergrund; sie können sich im freien Wasser halten, ohne zu Boden zu sinken. Diese Fähigkeit ist nicht bei allen in gleichem Maße vorhanden. Viele halten sich dauernd, für ihre ganze Lebenszeit, im freien Wasser, z. B. die Rippenquallen (Ctenophoren). Andere vermögen sich nur für längere oder kürzere Zeit vor dem Sinken zu bewahren und kommen dann zeitweilig oder dauernd auf den Grund, wie die pelagischen Larven der Echinodermen, Ascidien, vieler Würmer, Krebse und Mollusken. Ja für manche ist die Zeitspanne, für die sie sich vom Untergrund losmachen können, so kurz, daß der Aufenthalt im freien Wasser als Ausnahme zu betrachten ist und diese Tiere zum Benthal gerechnet werden müssen, wie die Zitterrochen (*Torpedo*) oder das Petermännchen (*Trachinus*). Ja selbst von manchen Formen, die einwandfrei als pelagisch betrachtet werden, weiß man, daß ihnen doch zeitweiliges Ausruhen am Boden ein Bedürfnis ist, wie der Makrele (*Scomber scombrus*).

Die lebende Substanz ist schwerer als das Meerwasser; ihr spezifisches Gewicht dürfte zwischen 1,02 und 1,06 liegen, also etwa bei 1,04[1]). Es sind also besondere Anpassungen nötig, um das Untersinken der Lebewesen im Meere zu verhindern. Diese Anpassungen unterscheiden die pelagischen Tiere von den Bewohnern des Benthals und geben ihnen auch in der äußeren Erscheinung gewisse gemeinsame Züge, die konvergent in gleicher Weise bei Angehörigen verschiedener Verwandtschaftskreise auftreten.

Um die Mittel, durch die das Sinken verhindert wird, zu erkennen, betrachten wir mit Wo. Ostwald[2]) den Zustand des Nichtsinkens als den Grenzfall, wo die Sinkgeschwindigkeit des Körpers = 0 wird. Die Sinkgeschwindigkeit aber ist von verschiedenen Bedingungen abhängig. Sie nimmt ab mit der Verminderung des Übergewichts, das ein Körper über das gleiche Volumen Wasser hat. Sie nimmt ferner ab mit der Steigerung des Widerstands, den das Wasser dem Sinken des Körpers entgegensetzt. Der Wasserwiderstand aber ist um so größer, einmal je mehr Wasserteilchen verschoben werden müssen und je größer die Summe der Wege ist, die sie dabei zurücklegen, andererseits je größer die innere Reibung (Viskosität) des Wassers ist, die sich dieser Verschiebung widersetzt und deren Betrag sich mit der Temperatur, dem Salzgehalt und wahrscheinlich auch mit dem Druck ändert.

Die Verminderung des Übergewichts kann auf sehr verschiedene Weise bewerkstelligt werden[3]).

Das nächstliegende Mittel ist die Sparsamkeit in der Verwendung schwerer Stoffe (Kalk, Kieselsäure), wie sie für den Aufbau von Schalen und Skeletten gebraucht werden. Pelagisch lebende Verwandte von schalentragenden oder skelettbesitzenden benthonischen Tieren zeigen daher im allgemeinen eine weit geringere Ausbildung dieser Hartteile. So hat die Foraminifere *Orbulina universa* aus oberflächlichen Wasserschichten ein sehr dünnwandiges Gehäuse mit einer

Wanddicke von 1,28 μ bis höchstens 18 μ, während bodenbewohnende Stücke Wände von 24 μ Dicke haben können; die pelagischen Globigerinen zeichnen sich durch Dünnwandigkeit aus gegenüber der einzigen benthonischen Art, *Globigerina pachyderma*, die durch ihren Namen gekennzeichnet ist; auch sparen pelagische Foraminiferen Kalk durch Vergrößerung der Poren und auffällige Weite der Mündung am Gehäuse[4]). Die Schalen pelagischer Krebstiere (Muschelkrebse, Asseln, Dekapoden) sind nicht oder schwach verkalkt im Gegensatz zu denen der benthonischen Verwandten, wie folgende Analysen[5]) zeigen:

benthonisch	*Nephrops*	hat	33,79 %	Aschenbestandteile	und	2,67 %	Fett (vgl. S. 235)
	Carcinus	„	41,91 %	„	„	2,56 %	„ „ „ „
litoral:	*Crangon*	„	19,71 %	„	„	3,83 %	„ „ „ „
neritisch:	*Mysis*	„	13,55 %	„	„	3,34 %	„ „ „ „
holopelagisch	*Anomalocera*	„	6,61 %	„	„	5,73 %	„ „ „ „
	Süßwassercopepoden	„	9,21 %	„	„	6,01 %	„ „ „ „

Die pelagische Seegurke *Pelagothuria* entbehrt der Kalkkörperchen, die ihren Verwandten nie fehlen. Unter den Schnecken haben die freischwimmenden Heteropoden und Pteropoden zum Teil sehr zarte, in vielen Fällen aber gar keine Gehäuse. Die Schalen der pelagischen Muschel *Planktomya* sind unverkalkt[6]). Ebenso haben unter den zehnarmigen Tintenfischen die benthonischen Sepiiden einen verkalkten, verhältnißmäßig umfangreichen Schulp, die pelagischen Formen dagegen, wie die Loliginiden und alle Oigopsiden, eine zarte, schmale, hornartige, kalkfreie Schale. Schließlich ist auch bei einer Anzahl pelagischer Fische, besonders bei schwachen Schwimmern, wie *Regalecus* oder dem planktonischen *Crystallogobius*, das Skelett dünn, kalkarm und oft reduziert. — Zur Verminderung des Übergewichts dürfte es auch beitragen, wenn die pelagischen Copepoden ihre Eier meist einzeln ablegen und nicht, wie ihre litoralen Verwandten, als Eisäckchen mit sich herumtragen.

Das verbreitetste Mittel zur Herabsetzung des Übergewichts ist bei den pelagischen Meerestieren die reichliche Aufnahme von Wasser in den Körper; der absolute Betrag des Übergewichts bleibt dabei der gleiche, verteilt sich aber auf eine viel größere Masse und nimmt daher relativ ab. Dies Wasser ist gewöhnlich in organische Massen (Zwischensubstanzen) eingelagert und dadurch entsteht das durchsichtige Gallertgewebe, das bei pelagischen Tieren so häufig ist, daß man solche hyaline Tiere unter der gemeinsamen Bezeichnung Glastiere zusammengefaßt hat. Allgemein ist das Gallertgewebe verbreitet bei Medusen, deren Körper bis 99 % Wasser enthalten kann (z. B. *Cyanea* nach A. Agassiz[7]) und bei Siphonophoren, bei den Schwimm- und Flügelschnecken (Heteropoden und Pteropoden) und bei den Pfeilwürmern. Unter den Ringelwürmern kommt es den freischwimmenden Alciopiden und *Tomopteris* zu. Auch unter den pelagischen Tintenfischen ist Gallertgewebe verbreitet; von den Achtarmern gleicht *Tremoctopus alberti* einem kleinen, fast durchsichtigen Gallertkügelchen; der durchsichtige *Alloposus mollis* hat einen so weichen Körper, daß er durch die Fäden eines gröberen Netzes in Stücke geschnitten wird, die durch

die Maschen hindurchgehen wie Gelee durch die Löcher eines Seihers; der Zehnarmer *Grimaldotheutis richardi* ist so durchsichtig, daß man Druck durch seinen Leib hindurch lesen kann[8]). Die mächtigen Vakuolen im Parenchym der pelagischen Strudelwürmer von der Gattung *Haplodiscus* scheinen mit Gallerte erfüllt zu sein. Auch die planktonischen Fischchen (*Crystallogobius* und *Aphia*) und die Aallarve (*Leptocephalus*) sind sehr wasserreich und durchsichtig. Bei den Salpen und Feuerwalzen (Pyrosomen) ist es der Cellulosemantel, der von Wasser aufgequollen ist. Wirbellose Tiere des Meeres können ohne Schaden Wasser aus der Umgebung in ihre Gewebe aufnehmen, weil ihre Körperflüssigkeit mit dem Meerwasser isotonisch ist, der Salzgehalt des Protoplasmas in den Zellen also nicht durch eindiffundierendes Wasser in schädlichem Grade herabgesetzt wird.

Noch wirksamer als durch reichlichen Wassergehalt wird das Übergewicht vermindert durch Speicherung spezifisch leichterer Stoffe, wie Wasser von geringerem Salzgehalt, Fett oder gar Luft.

Die Flüssigkeit in den Vakuolen des extracapsulären Weichkörpers bei den Radiolarien und der Zellsaft des Leuchttierchens *Noctiluca* haben ein geringeres spezifisches Gewicht als das Meerwasser[9]). Auch bei der Rippenqualle *Beroe* sollen die zahlreichen Vakuolen der Zellen spezifisch leichten Inhalt haben, der von dem Tiere im Bedarfsfall durch Muskeldruck entleert werden kann.

Weit verbreitet ist bei pelagischen Tieren die Anhäufung von Fett im Körper, das durch sein geringes spezifisches Gewicht wesentlich zur Verminderung des Übergewichts beiträgt. Schon bei pelagischen Protozoen findet sich das nicht selten. Radiolarien enthalten besonders in ihrem intrakapsulären Protoplasma Fetttropfen, und auch im Protoplasma von *Noctiluca* sind solche in Menge vorhanden. Reichlich sind die Ansammlungen von Fetttropfen in den Geweben pelagischer Krebschen, wie Cladoceren und Copepoden (vgl. Analysen auf S. 234). Auch im Mantel der Muschel *Planktomya* finden sich zahlreiche Fettkugeln. Die Selachier und unter den Knochenfischen die Dorschartigen (Gadiden) speichern ihre Vorratsstoffe in der Leber nicht als Kohlehydrat, sondern als Fett (Lebertran!). Auch bei vielen Fischeiern (von manchen Clupeiden, Schollen, *Trigla*, Makrele) wird durch Einlagerung großer Fetttropfen erreicht, daß sie frei im Wasser schweben. Fettanhäufungen sind oft bei Meereswirbeltieren ein Mittel zur Verminderung des Übergewichts: dicke Fettlagen unter der Haut ermöglichen es dem Riesenhai (*Cetorhinus maximus*) und dem Mondfisch (*Mola mola*), bewegungslos auf der Oberfläche des Meeres zu liegen und sich zu sonnen; ähnlich sind Massen von Fett bei homöothermen Meerestieren unter der Haut vorhanden, bei Pinguinen, Walen und Robben, wo das Fett gleichzeitig als schlechter Wärmeleiter den Körper thermisch isoliert. Natürlich wechselt der Fettvorrat mit dem Ernährungszustand; es wird sich aber meist so treffen, daß in der warmen Jahreszeit, wo die Tragfähigkeit des Wassers geringer ist (s. unten), infolge reichlicher Nahrungsaufnahme auch mehr Fett vorhanden ist.

Am allerwirksamsten für die Verminderung des Übergewichts ist die Einlagerung von Luft oder anderen Gasen in den Tierkörper. Das findet sich bei Meerestieren nicht häufig. Hauptsächlich bei den Siphonophoren sind Luftblasen (Pneumatophore) vorhanden, in die hinein durch eine Gasdrüse Gas abgeschieden wird; bei der an der Oberfläche schwebenden *Velella* stehen verzweigte Luftbehälter mit der Atmosphäre in Verbindung und werden durch rhytmische Atembewegungen mit Luft gefüllt. Die Tintenfische *Nautilus* und *Spirula* haben ein gekammertes Gehäuse, dessen Luftfüllung für das Freischwimmen sehr wesentlich sein dürfte. Bei der pelagischen Schnecke *Glaucus* (Abb. 53a) sollen Darmgase für die Verminderung des Übergewichts in Betracht kommen. Am weitesten aber ist dieses Mittel zum Schweben bei den Knochenfischen verbreitet. Sie besitzen, von nicht zahlreichen Ausnahmen abgesehen, regelmäßig eine Schwimmblase, deren Füllung mit Gas sie vermehren oder vermindern können; dadurch wird das Übergewicht vollkommen ausgeglichen, ein freies Schweben im Wasser ermöglicht und der Fisch vom Untergrund vollständig unabhängig gemacht. Die Knochenfische sind daher unter den größeren Tieren des Pelagials bei weitem am zahlreichsten. Man kann sagen, daß der Übergang der Fische vom litoralen Aufenthalt zum Leben im offenen Meere, wo sich keine Gelegenheit zum Ausruhen bietet, in so großem Maßstabe erst durch den Erwerb einer Schwimmblase ermöglicht worden ist; denn nur sehr muskelstarke Fische, wie die großen Haie, der Tunfisch und andere Makrelen, vermögen die ununterbrochene Muskelarbeit zu leisten, durch die sich ein Fisch vor dem Sinken bewahren muß, wenn die Schwimmblase fehlt. Durch den Besitz der Schwimmblase sind Knochenfische auch in ihrer Körpergestaltung unabhängig geworden; sie brauchen nicht mehr die Tragflächen (abgeflachte Unterseite, große Brustflossen), die für das Schweben durch Propulsion unumgänglich notwendig sind, und können auch hohe schmale und selbst ventral keilförmig zugeschärfte Körperformen haben, wie sie den Selachiern fehlen[10]). Bei den luftatmenden Wirbeltieren, die wieder zum Leben im Meere übergegangen sind, wie den Seeschildkröten und Wasserschlangen, den Pinguinen, Sirenen, Walen und Robben, leisten die lufterfüllten Lungen den gleichen Dienst wie dort die Schwimmblase.

Diese verschiedenen Mittel zur Verminderung des Übergewichts können in mannigfaltiger Weise kombiniert vorkommen, wie Luftblase und Gallertgewebe bei Siphonophoren, Fettanhäufungen und Schwimmblase beim Mondfisch. Wenn dann noch ein Übergewicht bleibt, so muß es durch vermehrten Wasserwiderstand ausgeglichen werden. Die Größe des Wasserwiderstandes hängt ab, außer von der inneren Reibung des Wassers, von der Summe der Wegstrecken, die die einzelnen Wasserteilchen zurückzulegen gezwungen werden, wenn sich ein Körper im Wasser bewegt; es werden um so zahlreichere Teilchen verschoben, je größer die Unterfläche eines sinkenden Körpers, d. h. seine Projektion auf die Horizontalebene ist. Es leuchtet ohne weiteres ein, daß ein flaches Blechstück langsamer sinkt, wenn es mit seiner Fläche der Wasseroberfläche aufgelegt wird, als wenn es senkrecht mit seiner Kante

eingetaucht wird. In diesem Sinne spricht man vom Formwiderstand eines Körpers; er wächst mit der Zunahme der Unterfläche. Andererseits kann aber auch Wasserwiderstand aktiv vom Tiere erzeugt werden, indem es durch mehr oder weniger kräftige Bewegungen die Verschiebungen von Wasserteilchen bewirkt; solche Bewegungen werden als Schwimmbewegungen bezeichnet.

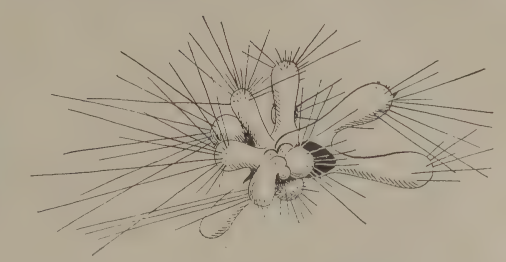


Abb. 51. *Hastigerina digitata*, pelagische Foraminifere. Nach L. Rhumbler.

Die Verlangsamung des Sinkens durch Formwiderstand ist bei pelagischen Meerestieren aus der Reihe der Wirbellosen sehr weit verbreitet. Sie kann freilich nur ein geringes Übergewicht wettmachen und ist daher besonders wirksam bei kleinen Tieren, die an sich schon im Verhältnis zur Masse eine große Oberfläche haben. Die einfachste Art zur Vergrößerung der Unterfläche besteht in der Abplattung des Körpers zur Scheibe. Scheibenförmig abgeplattet sind der Leuchtflagellat *Leptodiscus*, die meisten Hydro- und Scyphomedusen, der Strudelwurm *Haplodiscus*, die pelagischen Nemertinen, die Krebslarve *Phyllosoma* (Abb. 53d), der Copepode *Sapphirina* und manche andere. Durch seitliche Fortsätze, die oft noch verästelt sind, wird die Unterfläche in sehr zahlreichen Fällen vergrößert. Am häufigsten sind solche Einrichtungen bei den Radiolarien und Foraminiferen, wo einmal die Pseudopodien, dann aber auch die am Skelett vorhandenen Fortsätze und Verästelungen, unter den Foraminiferen bei den Gattungen *Hastigerina* (Abb. 51) und *Globigerina* (Abb. 52) als „Schwebborsten“ ausgebildet, zur Vergrößerung der Unterfläche dienen. Bei den Metazoen kommen ähnliche Bildungen viel spärlicher vor; die Abb. 53 stellt einige der auffälligsten Beispiele zusammen, von Ringelwürmern (c) und deren Larven (b), Mollusken (a), Krebstieren (g, d, f) und einer Fischlarve (e). In ähnlicher Weise wirken bei jungen, schon verwandelten

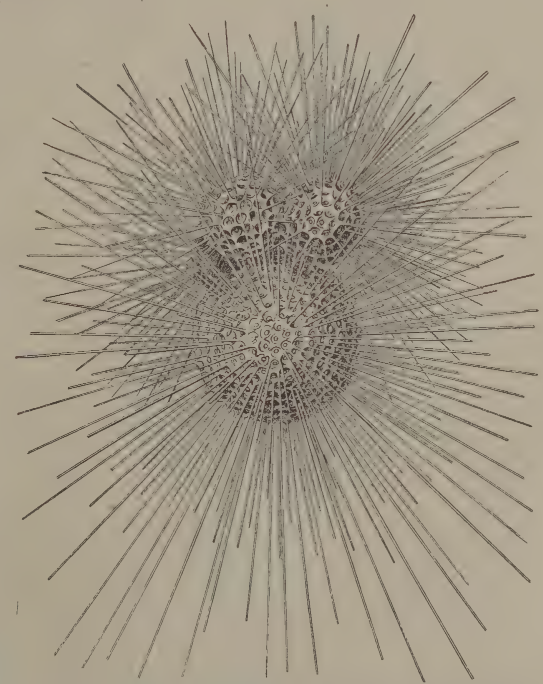


Abb. 52. *Globigerina bulloides*, pelagische Foraminifere. Aus H. E. Ziegler.

Seesternen und Seeigeln (Abb. 54) die unverhältnismäßig langen Tentakeln und Ambulakralfüßchen, die ihnen noch eine Zeitlang ein Treiben im freien Wasser ermöglichen, bis die Vergrößerung der Unterfläche nicht mehr mit der Zunahme der Körpermasse gleichen Schritt

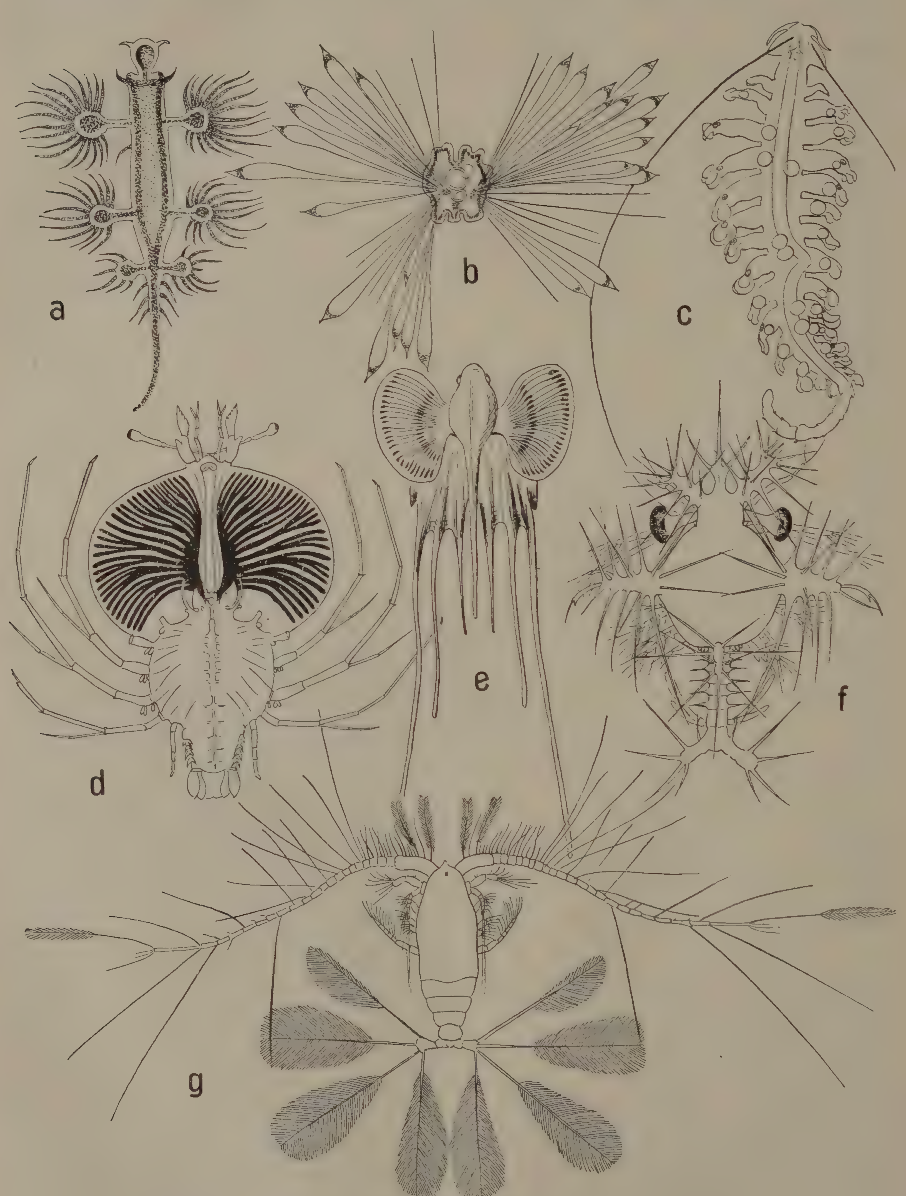


Abb. 53. Vergrößerung der Unterfläche bei Schwebtieren. a) *Glaucus atlanticus*, nat. Gr. b) Maldanidenlarve *(„Mitraria mülleri")*, Vergr. 40fach. c) *Tomopteris euchaeta*, Vergr. $2^1/_2$ fach. d) Phyllosomalarve von *Palinurus*, wenig vergrößert. e) Larve von *Lophius piscatorius*, etwas vergrößert. f) Larve von *Sergestes (Elaphocaris dohrni)*, Vergr. 13fach. g) *Calocalanus pavo* ♀, Vergr. 18fach. Nach Règne animal (a), Haecker (b), Chun (c), Spence Bate (d, f), Agassiz (e) und Giesbrecht (g).

hält. Im ganzen ist diese Vergrößerung der Unterfläche durch Anhänge durchaus nicht allgemein verbreitet; sie stellen gleichsam nur einen Notbehelf vor, um einen geringen Rest von Übergewicht auszugleichen und kommen nur bei kleinen und sehr kleinen Tieren vor. Die große Mehrzahl pelagischer Tiere kommt ohne diese Sonderanpassung aus, und gerade die häufigsten Formen bewältigen die Aufgabe des Schwebens ohne dieses Hilfsmittel.

Der aktiv durch Bewegungen erzeugte Wasserwiderstand ist das verbreitetste Mittel zur Verhinderung des Sinkens. Die Bewegungen sind entweder selbst, wenigstens mit einer Teilkraft, der Richtung der Schwere entgegengesetzt, z. B. bei den Flügelschnecken (Pteropoden), oder eine Teilkraft des Widerstandes, der sich der Ortsveränderung entgegenstellt, wirkt in diesem Sinne, z. B. bei den Haien. Maßgebend für die Wirkung ist die Größe des bewegten Körpers und die Geschwindigkeit der Bewegung; der Wasserwiderstand, der sich der Bewegung eines Körpers entgegenstellt, ist proportional der Projektion des Körpers auf die zur Bewegungsrichtung senkrechte Ebene, und weiterhin proportional dem Quadrate der Geschwindigkeit, mit der der Körper bewegt wird.

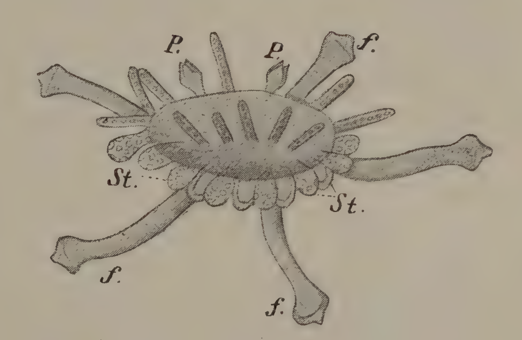


Abb. 54. Junger Seeigel *(Arbacia pustulosa)*. *f* Ambulakralfüßchen, *P* Pedizellarien, *St* Stacheln. Aus Korschelt u. Heider.

Wegen ihrer geringen Fläche sind daher Geißeln und Wimperhaare, (Cilien) als Bewegungsorgane nicht sehr wirksam und finden sich in der Hauptsache bei Protozoen und unter den Metazoen nur bei sehr kleinen Formen, besonders Larvenzuständen. Von Wimpern sind große Mengen erforderlich, um auch nur kleine Tiere zu tragen. Sie stehen bei den meist mikroskopisch kleinen Larven von Stachelhäutern, Würmern, *Balanoglossus* u. a. zu schmalen Schnüren oder Ringen angeordnet; wenn die Größe der Larven zunimmt, ist ein weiteres Schweben nur möglich, wenn die Länge der Wimperschnüre in wesentlich höherem Verhältnis zunimmt. Nur selten erreichen Larven von Echinodermen (Bipinnarien, Auricularien) während ihres freischwimmenden Lebens eine etwas bedeutendere Größe (bis 5 mm Länge); dann haben ihre Wimperschnüre durch vielfache Biegungen und Faltungen einen ganz sonderbaren Verlauf angenommen (Abb. 55). Günstiger sind die Bedingungen, wenn die Wimpern über den ganzen Körper verbreitet sind; aber auch dann noch können sich nur kleine Tiere damit im Wasser halten. Der scheibenförmige Körper des pelagischen Strudelwurms *Haplodiscus* hat einen Durchmesser von nur 1 mm, und ein anderer solcher Strudelwurm, *Alaurina* in der Nordsee, bildet Ketten von 0,9—2,5 mm Länge. Die Rippenquallen, deren in acht Reihen stehende Ruderplättchen aus verklebten Flimmerhaaren von verhältnismäßig bedeutender Länge

bestehen, kommen mit diesem Bewegungsapparat nur deshalb aus, weil ihr Übergewicht infolge des Wasserreichtums ihres Gallertgewebes sehr gering ist.

Bei größeren pelagischen Tieren geschieht die Erzeugung von Wasserwiderstand durchweg durch Muskelarbeit. Im einzelnen sind die Wege verschieden. Eine verbreitete Methode ist die Erzeugung eines Wasserstroms dadurch, daß sich die Wände eines Hohlgebildes von Glocken- oder Röhrenform zusammenziehen; durch Rückstoß des ausgepreßten Wassers wird dann das Tier vorwärts getrieben und gehoben. Die Glockenform herrscht allgemein bei den Hydro- und Scyphomedusen; sie findet in den Schwimmglocken der Siphonophoren Anwendung und ist auch in konvergenter Ausbildung durch häutige Verbindung der Arme bei einigen pelagischen Tintenfischen (*Amphitretus*, *Cirrothauma* Abb. 56) und der Tentakel bei der pelagischen Seegurke *Pelagothuria* (Abb. 57) zustande gekommen. Mehr oder weniger röhrenförmig sind die kontraktilen Hohlgebilde bei Salpen und Feuerwalzen (Pyrosomen).



Abb. 55. Auricularialarven mit verschieden langer Dauer des freischwebenden Lebens; die größte hat die verhältnismäßig längste Wimperschnur. Vergr. etwa 35 fach. Nach Th. Mortensen.

Wasserwiderstand kann auch durch Bewegung ruderartig verbreiterter Hebelgliedmaßen erzeugt werden. Bei pelagischen Ringelwürmern (Alciopiden, *Tomopteris* Abb. 53 c) dienen dazu die Parapodien. Bei pelagischen Krebsen ist es eine kleinere oder größere Anzahl der Gliedmaßen, die als Ruder benutzt werden; bei kleinen Formen, wie Wasserflöhen, Copepoden (Abb. 59) und kleinen Krebslarven, genügt das 2. Antennenpaar, das dann sehr stark ausgebildet ist; dagegen sind bei Schizopoden und pelagischen Amphipoden zahlreiche Gliedmaßen am Rudern beteiligt, und die pelagischen zehnfüßigen Krebse zeigen, als besonderes Kennzeichen vor ihren benthonischen Verwandten, die zwei (*Sergestes*) oder vier (*Polybius*) hinteren Thoraxbeinpaare zu Schwimmfüßen verbreitert[11]). Bei den Flügelschnecken sind Teile

des Fußes zu zwei Rudern umgebildet. Schildkröten und Pinguine rudern mit ihren Vordergliedmaßen.

Die häufigste Art der Schwimmbewegung aber ist die Schlängelbewegung. Bei pelagischen Tintenfischen und unter den Fischen bei den Rochen werden seitliche Flossen, bei den Schwimmschnecken (Heteropoden) eine unpaare ventrale Flosse in fortschreitende Wellenbewegungen versetzt; bei den meisten Fischen, den Wasserschlangen, den Walen und Robben schlängelt entweder der ganze Körper oder doch dessen hinterer Abschnitt. Der Widerstand, dem das Fortschreiten der Schlängelwellen begegnet, treibt den Körper in entgegengesetzter Richtung vorwärts, wobei die auf die Unterseite wirkende Teilkraft des der Fortbewegung entgegenstehenden Wasserwiderstandes der Schwerkraft die Wage hält. So bildet sich in konvergenter Entwicklung bei den großen pelagischen Haien, den schwimmblasenlosen pelagischen Knochenfischen (Scombriden, z.B. Thunfisch), den Delphinen und Robben jene fast drehrunde, ventral etwas abgeplattete Fischgestalt aus; die Knochenfische mit Schwimmblase dagegen, die durch die Muskelbewegung nicht getragen, sondern nur vorwärts getrieben werden, können sehr wechselnde Körpergestalt haben (vgl. S. 236).

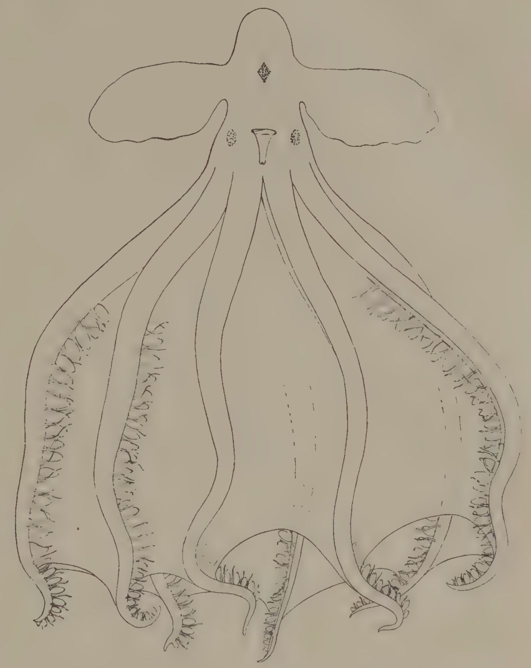


Abb. 56. *Cirrothauma murrayi.* Nach C. Chun.

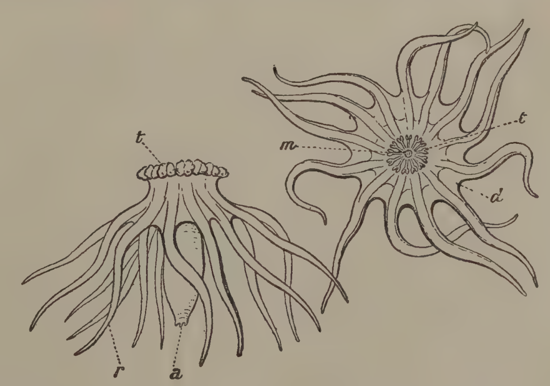


Abb. 57. *Pelagothuria natans*, pelagische Holothurie. *m* Mund, *a* After, *t* Tentakel, *r* „Fühlerampullen", *d* Schwimmhaut zwischen diesen. Nach Ludwig aus Goodrich.

Die aktiven Bewegungen sind vielfach mit anderen Mitteln zur Verminderung der Sinkgeschwindigkeit kombiniert. Wo nur Verminderung des Übergewichts und Formwiderstand in Betracht kommen, spricht man von „Schweben"; wo jedoch aktive Bewegung hinzukommt,

könnte man von „Schwimmen" reden. Gewöhnlich aber wird dieser Ausdruck erst dort gebraucht, wo die Ortsbewegung stark genug ist, daß sie den Körper nicht nur im Wasser trägt, sondern auch so stark vorwärts treibt, daß das Tier von den Strömungen des Wassers unabhängig wird. Ein solches Schwimmen unabhängig von der Strömung kommt nie durch Geißel- oder Flimmerbewegung zustande, sondern ist immer an Muskelbewegung geknüpft. Es wird um so ausgiebiger, je größer im Verhältnis die Muskelkraft ist, also im allgemeinen bei größeren Tieren. Kleinere Tiere bis etwa 1 cm Länge, also sicher alle Tiere von mikroskopischer Größe, können nie in diesem Sinne schwimmen.

Die Wirkung der Muskelbewegung ist so bedeutend, daß Schwebvorrichtungen anderer Art daneben nur selten in Betracht kommen. So ist der Formwiderstand bei Schwimmern wenig ausgebildet; man könnte höchstens die großen pelagischen Rochen mit ihrem flachgedrückten Körper von einer Breite bis 7 m („Teufelsrochen" *Mobula* und *Manta*) als Beispiel einer solchen Kombination anführen. Im übrigen sind bei kleinen selbstbeweglichen Tieren die Schwebfortsätze in der Ebene angebracht, in der auch die Fortbewegung stattfindet (vgl. *Calocalanus* Abb. 53 g); sie sind dadurch der Vorwärtsbewegung wenig hinderlich und stabilisieren diese, bedingen aber eine wesentliche Vergrößerung der Unterfläche; sie dienen somit gleichzeitig als Richtungsorgane und als Formwiderstände[12]). Ja bei der schnellsten Bewegung, wie sie die gewaltigen pelagischen Schwimmer (Blauhai, Makrelen) aufweisen, wird jede Unebenheit des Körpers beseitigt, und bei den Scombriden lassen sich selbst die Flossen, natürlich mit Ausnahme der Schwanzflosse, in Gruben der Körperwand einlegen.

Nach der Fähigkeit der pelagischen Tiere, entweder nur zu schweben oder auch unabhängig von der Wasserströmung aktiv zu schwimmen, hat man sie in zwei Gruppen eingeteilt, Plankton und Nekton. Nach dem Gesagten ist ohne weiteres klar, daß sich eine auch nur einigermaßen scharfe Grenze zwischen beiden nicht ziehen läßt. Immerhin ist diese Einteilung doch so verbreitet, und sie vereinigt, von bestimmten Ausnahmen abgesehen, doch Tiere von einer gewissen Gemeinsamkeit der Erscheinung und Lebensweise, daß hier mit einigen Worten darauf eingegangen werden muß.

Als Plankton bezeichnet man, unter geringer Abweichung von Hensens ursprünglicher Fassung des Begriffs, die Gesamtheit der Organismen, die im Wasser „willenlos" treiben, d. h. bei denen etwaige Bewegungen dem bewegten Wasser gegenüber so völlig machtlos sind, daß sie als einfach treibende Körper angesehen werden können. Es sind das also pflanzliche und tierische Lebewesen ohne oder mit ungenügendem Bewegungsantrieb; meist sind sie klein und sehr klein. Alle pelagischen Lebewesen von mikroskopischer Größe gehören zum Plankton, alle Protisten, viele kleine Metazoen; aber auch manche große Tiere mit Muskelbewegung gehören daher, wie die Qualle *Cyanea arctica*, die einen Scheibendurchmesser von 2 m erreicht. Der Riesenhai

(*Cetorhinus maximus*) läßt sich gewöhnlich im atlantischen Stromkreis einfach vom Wasser treiben und verirrt sich nur selten aus ihm heraus durch kräftigere Schwimmtätigkeit — man könnte dieses träge Tier fast als Planktontier bezeichnen (vgl. S. 235). Im Stillwasser wird natürlich die aktive Bewegung auch bei schwachen Tieren zur Lokomotion führen, oft auch zu erheblicher Verschiebung in bestimmter Richtung, z. B. zum nächtlichen Aufsteigen gegen die Wasseroberfläche. Praktisch wird man das als Plankton bezeichnen können, was sich dem Fang durch die gewöhnlichen Gazenetze nicht durch Eigenbewegung entzieht.

Nach der Größe der Planktonwesen unterscheidet man Zwerg-, Klein-, Mittel- und Großplankton (Nanno-, Mikro- Meso- und Megaloplankton). Das Zwergplankton hat sich lange Zeit der Beobachtung entzogen, weil es durch die Maschen auch feiner Planktonnetze hindurch geht, ohne festgehalten zu werden und daher erst bei der Untersuchung der Fangapparate der Appendicularien entdeckt wurde (Lohmann). Man erhält es jetzt durch Filtrieren oder Zentrifugieren von Meerwasser. Die Grenze zwischen Mikro-, Meso- und Megaloplankton ist willkürlich.

Das Nekton umfaßt solche Tiere, die eigene Wege verfolgen können, unabhängig von Wind und Strömungen. Das sind im allgemeinen größere Tiere; ja man kann sagen, daß die volle Unabhängigkeit von Strömungen nur manche Fische und Tintenfische, die Meeresreptilien und die homöothermen Wasserwirbeltiere erreichen.

So sind denn die beiden Gruppen durch viele Übergänge verbunden, und man kann sie ökologisch um so weniger trennen, als sie zur gleichen Lebensgemeinschaft gehören — nicht etwa derart, daß die Nektonten die Räuber, die Planktonten die Beute darstellen, sondern so, daß in beiden Gruppen Raubtiere und Beutetiere nebeneinander vorkommen.

Die innere Reibung (Viskosität) des Wassers, die sich für die Verminderung der Sinkgeschwindigkeit oder kurz für die Tragfähigkeit des Wassers so wichtig erweist, ist nicht überall gleich. Sie wird sehr stark von der Temperatur, in geringerem Maße auch vom Salzgehalt des Wassers beeinflußt. Unter sonst gleichen Umständen ist sie bei 25^0 nur halb so groß als bei 0^0. Das hat zur Folge, daß im kalten Wasser der polaren Meere und der größeren Tiefen die Tragkraft des Wassers größer ist und daher die Bedingungen für das Schweben wesentlich günstiger sind als im warmen Oberflächenwasser der Tropen. Außerdem ist es möglich, ja sogar wahrscheinlich, daß mit der gewaltigen Zunahme des Drucks in großen Wassertiefen (bei 5000 m fast 500 Atmosphären) die innere Reibung des Wassers zunimmt, und zwar infolge von Assoziation der Wassermoleküle.

Dadurch werden manche Besonderheiten in der Verbreitung pelagischer Tiere verständlich. Die Radiolarien der Familie Challengeridae sind geradezu nach ihrer Größe vertikal geschichtet; in dem warmen oberflächlichen Wasser kommen kleinere, mit zunehmender Tiefe größere Formen vor (Abb. 58); man findet in Tiefen von

50—400 m	400—1500 m	1500—5000 m
Challengeria xiphodon 0,11 mm	*Ch. bethelli* 0,215 mm	*Pharyngella gastrula* 0,33 mm
„ *swirei* 0,11 „	„ *slogetti* 0,25 „	*Challengeria thomsoni* 0,35 „
„ *harstoni* 0,16 „	„ *tizardi* 0,28 „	„ *naresi* 0,58 „

wobei die Zahlen hinter dem Namen die durchschnittliche Länge der Schale angeben[13]). Ähnliches gilt für andere Radiolarien, z. B. *Aulacantha scolymantha*. Es sieht aus wie ein mechanisches Durchsieben, ein Sinken des Tieres bis in die Tiefe, wo es sich halten kann. Das gleiche findet sich auch bei manchen Metazoen. Von vielen Pfeilwürmern, z. B. von *Sagitta hexaptera*, die das ganze durchleuchtete Pelagial bevölkert, findet man um so größere und reifere Stücke, aus je größerer Tiefe man fischt[14]). Das Fischchen *Cyclothone microdon* nimmt mit der Tiefe an Größe zu; in 500 m Tiefe sind die Stücke meist 30 mm lang, in 1500 m dagegen 60 mm; Stücke aus derselben Tiefe sind im südlichen Abschnitt des Nordatlantik viel kleiner als im nördlichen[15]). Ähnlich ist die Größenschichtung bei der Garnele *Acanthephyra*[15]). Auch von pelagischen Tintenfischen finden sich kleine Formen in den oberen, große nur in den tieferen Schichten. Und wie pelagische pflanzliche Organismen, z. B. *Ceratium*, im warmen Wasser längere Schwebfortsätze bilden als im kalten, so finden wir solche federartige Anhänge wie bei *Calocalanus* (Abb. 53 g) wohl bei Warmwassercopepoden, nicht aber bei polaren; sie sind vorhanden bei *Oithona plumifera* und *Euchaeta marina*, fehlen aber bei *O. similis* und *E. norvegica*[15]). Im Warmwasser des tropischen und subtropischen Atlantik leben daher in den oberflächlichen Wasserschichten nur Siphonophoren, Medusen, Salpen, Pyrosomen, von großen Fischen solche mit dicker Specklage, wie der Mondfisch *Mola mola*, von sonstigen

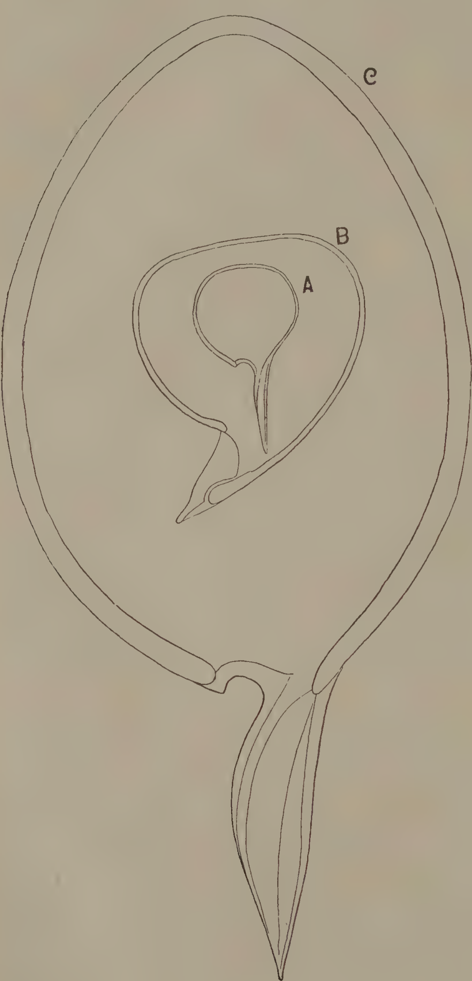


Abb. 58. Verschiedene Größe von *Challengeria*-Arten je nach der Tiefenstufe: A *Challengeria xiphodon*. B *Ch. slogetti*. C *Ch. naresi*. Vergr. 140fach. Nach V. Haecker.

Fischen aber nur die kleinen Scopeliden und Jungfische. Eine solche mechanische Tiefenstufung würde auch auf die Tatsache ein Licht werfen, daß die im norwegischen Meere oberflächlich vorkommenden Formen, wie die Flügelschnecke *Clione*, die Meduse *Aglantha*, der Copepode *Calanus*, sich im Warmwassergebiet in Tiefen von 750 bis 1000 m finden, wo die Viskosität des Wassers die gleiche ist wie dort an der Oberfläche. Andererseits treiben atlantische Besucher im Nordmeer meist nahe der Oberfläche oder stranden an den Küsten[16]).

Die geringere Tragfähigkeit des warmen Wassers mag auch dafür von Bedeutung sein, daß viele pelagische Tiere in warmen Meeren nur eine geringere Größe erreichen können als in kalten. Wenn das auch ursächlich auf direkte Bewirkung durch die niedere Temperatur zurückzuführen sein dürfte und ebenso ja auch für benthonische Tiere zutrifft, so bedeutet es doch gleichzeitig eine koinzidierende Anpassung an die herrschenden Lebensbedingungen für pelagische Tiere. So bleiben die Fischchen *Cyclothone microdon* und *C. signata* in der Gegend der Canarischen Inseln wesentlich kleiner als im Nordatlantik bei gleicher Tiefe[17]); atlantische Stücke von *Clione limacina* sind kleiner als arktische; der Pfeilwurm *Sagitta bipunctata* erreicht im Mittelatlantik 12 mm Länge, im arktischen Meer wird er 44 mm lang; der pelagische Amphipode *Parathemisto oblivia* wird an der irischen Küste selten über 6 mm lang, in nördlichen Gegenden bringt er es auf 17 mm Länge[18]).

Die besondere Art der Nahrung, die für die pelagischen Tiere in vielen Beziehungen von der der Benthosbewohner abweicht, bringt auch eigenartige Formen des Nahrungserwerbs im Pelagial mit sich. Im freien Meere stehen nicht so gewaltige Mengen von Detritus, feinst verkleinerten organischen Stoffen zu Gebote, vor allem keine solche Anhäufung davon, wie sie sich auf dem Boden des Meeres bilden kann; auch fallen vielzellige Algen, Tange und Gefäßpflanzen ganz fort. Urnahrung ist hier der pflanzliche Teil des Planktons, jene unendlichen Mengen einzelliger Algen, wie sie sich im Mikro- und Nannoplankton des Meeres finden. Lohmann stellte bei Laboe in der Kieler Bucht fest, daß auf 1 Metazoon (eine Ephyra, *Sagitta* u. dgl.) 1000 Protozoenzellen und 7000 Protophytenzellen kommen, Zahlen, die noch zu niedrig sind[19]). Die Verzehrer dieser Planktonalgen sind wiederum zum Teil kleine Tiere, wie Radiolarien, Foraminiferen, Copepoden u. a., zum Teil aber auch größere, die sie in reicher Menge anzuhäufen verstehen. Die größeren Planktontiere, kleine Metazoen bis zur Größe von Flügelschnecken, bilden wieder die Nahrung für größere pelagische Tiere. Die im Verhältnis zu ihrer Größe winzige Nahrung zu sammeln, brauchen die Planktonfresser besondere Einrichtungen, die ihnen eigen sind und sich vielfach in konvergenter Anpassung aus ganz verschiedener Grundlage zu ähnlichem Bau und ähnlicher Funktionsweise entwickelt haben.

Lohmann[20]) teilt die Planktonfresser ein in Taster, Strudler (Sedimentierer) und Jäger. Am primitivsten ist der Nahrungserwerb

bei den Tastern, die auf irgendeine Weise das Wasser auf Nahrung abtasten, während sie selbst in Ruhe bleiben. Die Radiolarien und Foraminiferen besorgen dies mit den allseitig ausgestreckten Scheinfüßchen, die bei Berührung die winzige Beute durch ein Gift lähmen. Den Siphonophoren dienen als Fangapparate die langen Tentakel, die bei manchen Arten bis 30 m lang werden. Bei dem Tintenfisch *Chirotheutis*, der auch hierher zählt, sind die Saugnäpfe an den Tentakeln zu klebrigen Fangfäden umgebildet; die angeklebten Beutetiere werden durch die trefflich dafür angepaßte Lippe losgelöst[21]).

Abb. 59. Der Copepode *Calanus finmarchicus*, links seine Ruderantenne, Vergr. 26fach (a) und seine Maxille, mit Reusenbesatz (b). Nach G. St. Brady.

Die eigenartigste Weise des Nahrungserwerbs haben die Strudler, die das umgebende Wasser in strömende Bewegung versetzen, um daraus die Lebewesen niederzuschlagen. Dazu sind oft netz- oder reusenartige Fangvorrichtungen ausgebildet: die Borstenbesätze an den Mundgliedmaßen und Kieferfüßen bei Cladoceren und Copepoden (Abb. 59), die Schleimbänder in der Kiemenhöhle der Salpen und Feuerwalzen (Pyrosomen), der aus Gallertfäden aufgebaute wunderbare Fangapparat der Appendicularien (Abb. 60), die reusenartigen Kiemenfilter der planktonfressenden Fische (Hering, die Riesenhaie *Cetorhinus* und *Rhinodon*), die das Wasser durchseihenden Barten der

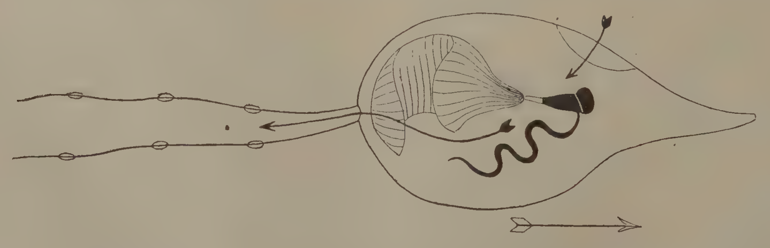


Abb. 60. Appendicularie *Oikopleura albicans* (schwarz) im Gehäuse; links vom Tier das flügelförmige, dauernd ausgespannte Netz. Die schwarzen Pfeile im Gehäuse zeigen die Richtung des Wasserstroms, den das Tier durch Schlängelbewegung des Schwanzes erzeugt; der helle Pfeil unten die Bewegungsrichtung, in der das Ganze durch Rückstoß vorwärts getrieben wird. Nach H. Lohmann.

Bartenwale. Wie wirksam diese Einrichtungen arbeiten, erkennt man daran, daß die Untersuchung der Fangreuse der Appendicularien eine ganz neue Welt winzigster Planktonwesen (Nannoplankton) unserer Kenntnis zugeführt hat, die durch die Maschen der feinsten Seidengazenetze ungehindert durchgehen, oder daß der dicke Nahrungsbrei im Magen eines Herings aus 60895 kleinen Copepoden (*Temora*) bestand[20].

Die Jäger nehmen ihre Beute mit den Sinnesorganen wahr und gehen ihr in aktiver Bewegung nach. Zu ihnen zählen viele Planktonfresser: Medusen, Rippenquallen, Flügelschnecken, Pfeilwürmer und von den Krebstieren die Schizopoden und die Zehnfüßer. Sie bilden den Übergang zu den Räubern (Tintenfische, viele Krebse und Fische, Robben, Zahnwale). Beide bieten sie keine dem Pelagial eigentümliche Ausbildungen.

Die Notwendigkeit solcher Anpassungen bewirkt nun, daß die Tierwelt des Pelagials in vieler Beziehung eine andere Zusammensetzung zeigt als die des Benthals. Es fehlen vor allem die Schwämme und die verschiedenartigen Polypenformen der Nesseltiere (mit Ausnahme ganz weniger pelagischer Aktinien), es fehlen fast durchweg die schwer gerüsteten Stachelhäuter im ausgewachsenen Zustand (einzige Ausnahme: *Pelagothuria*), von Würmern sind außer den Pfeilwürmern nur wenige Turbellarien, Nemertinen und Ringelwürmer dem pelagischen Leben angepaßt; ebenso fehlen fast ganz die Muscheln (außer *Planktomya*), und von Schnecken kommen nur die Sippen der Ruder- und Flügelschnecken (Heteropoden, Pteropoden) neben wenigen Hinterkiemern vor; Ascidien, Brachiopoden und Moostierchen sind vom pelagischen Leben ausgeschlossen. Doch führen bei vielen dieser benthonischen Tiere die Larven für kürzere oder längere Zeit ein pelagisches Dasein. — Nur pelagisch finden sich Radiolarien, Medusen (außer *Lucernaria*) und Siphonophoren, Rippenquallen (außer *Tjalfiella*), Pfeilwürmer, Schwimm- und Flügelschnecken und von den Manteltieren die Appendicularien und Salpen. In der Zusammenstellung der pelagischen Tierwelt überwiegen bei weitem die Krebstiere, an ihrer Spitze die Copepoden, die im kalten wie im warmen Wasser mehr als 90% aller Metazoen stellen; dazu kommen noch Schizopoden, Hyperinen und manche Zehnfüßer. Als wichtige Bestandteile der pelagischen Tierwelt sind nach ihnen die Flügelschnecken, Siphonophoren und Pfeilwürmer zu nennen. Schließlich machen Tintenfische und Fische einen sehr wesentlichen und formenreichen Bestandteil des pelagischen Tierlebens aus.

Die Fähigkeit der pelagischen Tiere, im Meere frei zu schweben und damit entweder durch die Strömungen befördert zu werden oder sich aktiv auszubreiten, bildet die Grundlage für die weite Verbreitung dieser Tierarten. Nicht nur so schnell schwimmende Formen wie der Thunfisch (*Thunnus thynnus*), der Bonite (*Th. pelamys*), die Goldmakrele (*Coryphaena hippurus*) und der Gotteslachs (*Lampris luna*) kommen in allen großen Weltmeeren vor, sondern auch solche mit beschränkter Schwimmfähigkeit, wie der Tiefseefisch *Ceratias couesii* u. a.

Die meisten wichtigen Selachiergattungen sind im Atlantik wie im Indopazifik vertreten. Aber auch für manche nur treibende Formen gilt das gleiche. Die Acanthometriden (Familie der Radiolarien) stimmen in den warmen Abschnitten des Atlantik und Indopazifik in überraschendem Maße überein[23]). Unter den Siphonophoren unterscheiden oft nur minutiöse Merkmale die atlantischen Arten von den indopazifischen; pelagische Strudelwürmer kommen in übereinstimmenden Arten (*Planocera pellucida, Stylochoplana sargassicola*) im Atlantik und Indopazifik vor, ebenso die meisten Arten der Pteropodengattungen *Hyalaea* und *Cleodora* und von Heteropoden *Atalanta peroni* und *Oxygyrus keraudreni.* Ja „bis jetzt sind keine eigenartigen pelagischen Organismen in einem der beiden ozeanischen Gebiete gefunden, zu denen sich nicht auch Gegenstücke in dem anderen nachweisen ließen" (Chun)[24]).

Auch die pelagische Lebensweise der Larven ist wichtig für die Verbreitung benthonischer Formen. Dabei ist die Dauer des Larvenlebens von bestimmender Bedeutung für die Weite der Verschleppung (vgl. S. 54). Krebslarven, namentlich Zoëa und höher entwickelte Typen, können als solche 25—30 Tage alt werden; so erklärt sich das weitverbreitete Vorkommen benthonischer Heuschreckenkrebse (Stomatopoden), z. B. *Gonodactylus chiragra* durch alle Meere, *Squilla nepa* im Atlantik und Pazifik. Larven von Stachelhäutern können bis zur Vollendung ihrer Metamorphose 20—60 Tage im Plankton treiben. Bei den Larven der Brachiopoden, der Aktinien und Korallen, der Ringelwürmer und Schnecken ist dagegen das Larvenleben auf 4—7 Tage beschränkt und damit die Verbreitung über weite Strecken viel schwieriger. Immerhin stellt Hedley für das polynesische Meer fest, daß die Schneckengattungen *Mitra*, *Conus* und *Cypraea*, die als Trochophoralarven pelagisch leben, eine weitere Verbreitung haben als *Melo* und *Voluta*, aus deren dotterreichen Eiern benthonisch lebende Jugendstadien schlüpfen.

Im offenen Meere wechseln bei der freien Durchmischung des Wassers die Stellen mit verschiedenen Lebensbedingungen nicht so häufig und unvermittelt wie an der Küste oder gar auf dem Lande. Aber die Verhältnisse sind durchaus nicht überall gleich, und dementsprechend ist auch die pelagische Tierwelt nicht gleichmäßig verteilt. Den treuesten Spiegel der jeweiligen Lebensbedingungen bietet das Gedeihen der kurzlebigen und schnell sich vermehrenden, ohne Eigenbewegung treibenden Organismen des Nannoplanktons. Ihre Verteilung ist weder regellos noch gleichmäßig, sondern bionomisch, d. h. sie wechselt von Ort zu Ort mit dem Wechsel der Lebensbedingungen. „Jeder kleinste Teil des Ozeans hat zu jeder Zeit eine ihn bezeichnende Bevölkerung von Kleinplankton, die ein genauer Ausdruck der Lebensbedingungen ist, unter denen die Planktonten stehen."[25]) Langlebige Organismen können auch an Stellen mit zur Zeit ungünstigen Bedingungen, z. B. in den winterlichen Polarmeeren, lange Zeit in Menge vorhanden sein und von ihren Vorräten zehren. Aber auch sie sind ja, da sie auf die kleinen pflanzlichen Planktonten als Nahrung in

letzter Linie angewiesen sind, dort häufig, wo diese mindestens zeitweise in Massen auftreten. Wie verschieden die Wohndichte der Lebewesen in verschiedenen Abschnitten des Pelagials sein kann, zeigen die Extreme der im offenen Meere erbeuteten Planktonmengen: in dem ärmsten Fang, aus dem Tropengebiet des Atlantik, fand Lohmann 763 Organismen in 1 l Wasser; der Höchstfang, im Kaltwasser des nördlichen Atlantik, brachte 76915 Organismen in der gleichen Wassermenge.

Nach der Menge der in 1 l Wasser vorhandenen Einzelzellen (mehr oder weniger als 1000) von Zwergplanktonwesen unterscheidet Lohmann[26]) Gedeihgebiete und Kümmergebiete. Auch in ihnen ist die Verteilung der Lebewesen nicht gleichmäßig; im Gedeihgebiet finden sich zahlreiche voneinander getrennte Stellen stärkster Volksdichte (Volkskerne), die im Kümmergebiet fehlen. Da das Gedeihgebiet der Pflanzen die Weideplätze der Tiere liefert, sind auch Tiere hier zahlreich vertreten; und da die Pflanzen, wegen ihrer Abhängigkeit vom Licht am besten innerhalb der oberen 100 m gedeihen, so kann diese Stufe geradezu als das Gedeihgebiet des Hochseeplanktons im allgemeinen bezeichnet werden; unter 100 m beginnt gewöhnlich die Kümmerstufe. Die Grundlage für die Erforschung der Verteilung des Planktons und ihrer Gesetzmäßigkeiten ist die Feststellung von Linien gleicher Planktonverhältnisse, von „Isoplankten", insbesondere von Linien gleicher Volksdichte für das Plankton als Ganzes und für einzelne hervorstechende Arten von Planktonten, in kartographischer Ausführung. Doch ist mit solchen Untersuchungen eben erst begonnen worden[27]).

Bei langlebigeren Organismen führen nicht nur freie Bewegung, sondern auch mechanische Einwirkungen zur Bildung von Ansammlungen. Die gewaltigen Züge von Heringen, Dorschen, Makrelen, Lodden *(Mallotus villosus)* und anderen Fischen mit ihren Wanderungen zu den Weideplätzen und Laichstellen beruhen ja auf instinktmäßiger Vereinigung der Artgenossen. Aber man kennt auch bei Planktontieren riesige Anhäufungen, die entweder mit einer gewissen Regelmäßigkeit an bestimmten Stellen auftreten, wie die Massen von *Salpa fusiformis* ganz gesetzmäßig jedes Jahr in den Monaten Juli und August nördlich der Hebriden, oder zufällige regellose Ansammlungen an Strömungsrändern, in Buchten oder an anderen Stellen bilden; die ersteren hat Apstein als „Produktion" bezeichnet, die letzteren als „Schwarm". Der nordische Copepode *Calanus finmarchicus* (Abb. 59) färbt durch seine gewaltigen Mengen die Meeresoberfläche nicht selten auf weite Strecken braun. Die Siphonophore *Velella* bildet Schwärme von riesiger Ausdehnung; ein solcher, den die Planktonexpedition im Atlantik beobachtete, war 300 km lang. Auch Salpen und Feuerwalzen, Ctenophoren und Siphonophoren, ja selbst Globigerinen werden zu ungeheuren Massen geschart gefunden, häufig an solchen Stellen, wo sich planktonreiche Ströme begegnen[28]).

Man findet aber außerdem im offenen Meere sowohl wie in Küstennähe, an manchen Stellen mit ziemlicher Regelmäßigkeit, sog. Tierstraßen oder Zoocorrenten, in denen die Masse der Lebewesen mannigfachster Art so groß ist, daß man geradezu einen Brei von Plankton

schöpfen kann. Solche Tierstraßen verraten sich gewöhnlich durch die spiegelglatte „ölige“ Beschaffenheit der Meeresoberfläche und sind als langer dunkler Streifen weithin sichtbar. Sie können 5—10 m Breite und über 1 km Länge erreichen. Das Auftreten der Tierstraßen ist von Wind und Strömungen abhängig; im Hafen von Messina z. B. treten sie täglich zweimal auf und enthalten unerschöpfliche Schätze pelagischer Tiere[29]).

Die Zusammensetzung der pelagischen Tierwelt wechselt an verschiedenen Stellen und an der gleichen Stelle zu verschiedenen Zeiten. Gewöhnlich ist das Plankton aus einer großen Anzahl verschiedener Organismenarten zusammengesetzt; zuweilen jedoch überwiegt örtlich und zeitweise, besonders in seichten Meeren, eine einzelne Art in solchem Maße, daß man von monotonem Plankton sprechen kann, so im Nordmeer Scharen von Flügelschnecken, das sog. Wal-aat, *Clio borealis* und *Limacina arctica*, oder, wie schon erwähnt, *Calanus fin-*

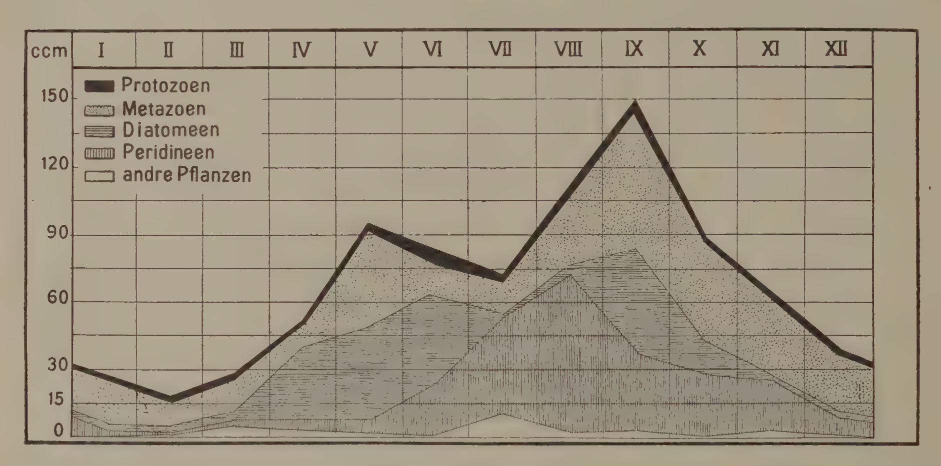


Abb. 61. Kurven für die Volumina der einzelnen Organismengruppen des Gesamtplanktons bei Laboe (Kieler Bucht) im Laufe des Jahres. Nach H. Lohmann.

marchicus, sowohl im offenen Meer, wie über den Küstenbänken und in den Fjorden, oder in warmen Meeren die Salpen. Mortensen[30]) sah im Limfjord (Jütland) Echinodermenlarven, von *Asterias glacialis* und *Ophioglypha texturata*, in solchen Mengen auftreten, daß sie die Hauptmasse des Planktons ausmachten. Groß ist aber auch, besonders in gemäßigten und kalten Meeren, der Wechsel mit den Jahreszeiten. Die Hoch- und Tiefzeiten verschiedener Organismen sind von der Temperatur in verschiedener Weise abhängig und alternieren oft bei den einzelnen Formen, so daß ein volkreiches Plankton zu verschiedenen Zeiten ganz verschieden zusammengesetzt sein kann (Abb. 61).

Ja selbst zwischen Tag und Nacht findet ein Wechsel in der Zusammensetzung der oberflächlichen pelagischen Lebewelt statt. Bei Nacht kommen viele Tierformen, besonders Planktonten, aus größeren lichtarmen oder selbst lichtlosen Tiefen an die Oberfläche und verschwinden wieder bei Tagesanbruch; ihnen folgen die größeren, freier

beweglichen Tiere, die sich von ihnen nähren. So sind die Heringsschwärme nachts meist nahe der Oberfläche, während sie sich bei Tag in größeren Tiefen halten.

Durchgreifende und in ihren Ursachen durchsichtige Unterschiede bestehen zwischen dem Pelagial des offenen Meeres und dem der Flachsee; man unterscheidet danach ozeanisches und neritisches Pelagial (Abb. 16).

Das ozeanische Pelagial enthält eine Lebewelt, die ihr ganzes Leben hindurch, in allen Entwicklungszuständen, vom Boden unabhängig ist; diese Formen werden als holopelagisch (holoplanktonisch) bezeichnet. Dahin gehören alle Radiolarien und viele Foraminiferen, von den Medusen solche ohne Generationswechsel (also viele Hydromedusen, doch nur wenige Scyphomedusen, z. B. *Pelagia noctiluca*), alle Siphonophoren und Rippenquallen, die Pfeilwürmer, von Krebsen besonders die Copepoden und Hyperinen, ferner die Heteropoden und Pteropoden, Appendicularien, Salpen und Feuerwalzen, dazu eine große Menge von Knochenfischen mit Schwimmblase, vorwiegend Weichflosser, und manche schwimmblasenlosen Fische wie Blauhai (*Prionace glauca*), Teufelsrochen (S. 242), Thunfisch und Makrelen und schließlich die Seeschlangen und die Wale.

Das neritische Pelagial umfaßt neben holopelagischen Formen vorwiegend solche, die für eine Zeit ihres Lebens an den Boden gebunden sind; sie werden hemipelagisch (meroplanktonisch) genannt. Dahin gehören alle Quallen mit Generationswechsel, deren festsitzende Zustände teils als Hydroidpolypen, teils als Scyphistomen am Boden leben, ferner die Larven unzähliger benthonischer Tiere, wie vieler Plattwürmer und Würmer, Stachelhäuter, Muscheln und Schnecken, Rankenfüßer und Zehnfußkrebse und der Ascidien, dazu die treibenden Eier vieler Fische. Es gehören weiter hierher die Wasserflöhe der Gattungen *Podon* und *Evadne*, die untersinkende Dauereier ablegen, und der Ostracode *Philomedes brenda*, der sich nur im Mai zur Begattung an die Oberfläche erhebt, sonst aber benthonisch lebt; es zählen hierher manche Tintenfische (z. B. *Sepiola*), die meisten Selachier, vor allem fast alle Rochen, viele Knochenfische, wie die aalartigen *Muraena* und *Conger*, lebhafte Schwimmer wie *Julis* und *Coris*, die aber bei Nacht am Boden ruhen, und die überwiegende Mehrzahl der Stachelflosser (Acanthopterygier), soweit sie nicht überhaupt benthonisch leben. Schließlich wären zum neritischen Pelagial die Seeschildkröten und die Robben zu rechnen, die für ihre Fortpflanzung an die Küste gebunden sind, vor allem das Walroß (*Rosmarus*), das sich von benthonischen Tieren nährt. Die Zeitdauer des Lebens am Boden wechselt bei den verschiedenen Formen erheblich, ebenso wie die Jahreszeit, in der sie an den Boden gebunden sind. Dabei ist der periodische Wechsel in der Zusammensetzung der Bewohnerschaft beim neritischen Pelagial viel ausgeprägter als beim ozeanischen.

Das neritische Pelagial findet seine Grenze im allgemeinen an der Tiefenlinie von 200 m; damit ist es nicht auf die Küsten beschränkt, sondern auch das Tierleben auf den Bänken trägt neritischen

Charakter. Jene Abgrenzung ist durch die Lebensbedingungen der hemipelagischen Tiere gegeben. Sie sind auf das Vorhandensein eines Untergrundes innerhalb einer bestimmten Temperatur- und Druckstufe angewiesen; wenn sie in größere Tiefen sinken, gehen sie zugrunde. An der Grenze freilich mischen sich die Bewohner des neritischen und ozeanischen Pelagials. Durch Wind und Strömungen werden hemipelagische Planktontiere in die Hochsee hinausgetrieben und gelangen umgekehrt holopelagische aus dem offenen Meere in die Flachsee, beide zu ihrem Verderben, da sie dort die für die Entwicklung notwendigen Lebensbedingungen nicht finden. Wie weit die holopelagischen Planktonten im flachen Meere durch die physikalischen Bedingungen, etwa die stärkere Trübung des Wassers, oder wie weit sie durch die verschärfte Konkurrenz der hier dichteren Bevölkerung unterdrückt werden, ist nicht sicher entschieden. Jedenfalls gehen viele holopelagische Tiere im neritischen Bezirk zugrunde. Tiefeinschneidende Buchten, Fjorde, Lagunen der Korallenriffe u. a. wirken wie Fallen, in denen sich zeitweilig Unmengen größerer Planktontiere wie Medusen oder Salpen ansammeln. Im Frühjahr 1900 waren in den Golf von Neapel so viele Velellen, Physalien und Janthinen hineingetrieben worden, daß sie Millionen und aber Millionen m^2 Oberfläche bedeckten; Anfang Mai waren sie ausnahmslos verendet und an den Strand geworfen[31]). Bei Sturm leiden alle Planktontiere Not, neritische wie ozeanische; sie stranden dann in unendlichen Massen. An den Küsten der Riviera kann man nach stürmischem Wetter Wälle von 0,5 m Höhe und über 1 km Länge finden, die nur aus Millionen toter Velellen bestehen; im August 1883 bedeckten den Strand von Kristineberg (Schweden) die ausgeworfenen Noktiluken als dicke schleimige leuchtende Lage[32]), und im September 1893 war dort das Wasser ein dicker grünlicher Brei durch Unmengen des holopelagischen Copepoden *Anomalocera patersoni*.

Hochsee und Nichthochsee, ozeanischer und neritischer Bezirk stehen sich nach ihrer Bevölkerungsdichte wie Arm und Reich gegenüber; der Unterschied zwischen ihnen ist größer als zwischen tropischem und polarem Atlantik[33]). Die Ursache dafür liegt in den besseren Ernährungsbedingungen, die das Flachwasser bietet. Durch die Nähe der Küste und das Gedeihen vielzelliger Pflanzen im Litoral ist die Masse des Detritus sehr bedeutend; die im flachen Wasser reichere Düngung (vgl. S. 181) gestattet auch reichere Entwicklung des pflanzlichen Planktons; Planktonbakterien z. B. sind auf der Hochsee weit seltener als in Küstennähe. Das hat auch die Vermehrung des Tierlebens zur unmittelbaren Folge. Die reichere Nahrungsversorgung ist es auch, die im neritischen Gebiete viele holopelagische Tiere festhält, die sich den hier herrschenden Verhältnissen haben anpassen können. So beträgt die Zahl der Appendicularien im flachen Wasser 600 Stück auf 0,1 m^3, während sie in der Hochsee auf 13 Stück in der gleichen Wassermasse herabsinkt[34]).

Die Bewohnerschaft des Pelagials stellt eine ausgesprochene Lebensgemeinschaft dar, die fast völlig autarkisch ist, d. h. sich von

eigener Produktion erhält und infolge dieser Unabhängigkeit einen ziemlich scharfen Abschluß gegen benachbarte Gemeinschaften zeigt. Die Grundlage bildet das pflanzliche Plankton, das aus ungeheuren Massen kleinster und kleiner einzelliger Algen besteht, Coccolithophoriden, Chlorophyceen, Diatomeen und Peridineen. Im neritischen Gebiet kommt noch der organische Detritus hinzu, der teils von der benthonischen Pflanzen- und Tierwelt in Gestalt von Zerfallsprodukten und Fäkalien stammt, teils auch durch die Winde und Flüsse vom Lande her ins Meer getragen wird. Von dieser Urnahrung leben die Tiere des Mikro- und Mesoplanktons; in den Kotballen der Copepoden z. B. findet man die Skelettreste jener Algen, und ebenso leben Foraminiferen und Radiolarien, Appendicularien, Pfeilwürmer und Flügelschnecken in der Hauptsache von solcher Pflanzen- und Detrituskost. Diese Mesoplanktonten bilden wiederum die Nahrung für etwas größere pelagische Tiere, Quallen und Siphonophoren, Schwimmschnecken, Jungfische und planktonfressende Fische wie Hering und Makrele, die ihrerseits wieder räuberischen Fischen und Tintenfischen zur Beute fallen. Fische und Tintenfische haben wiederum ihre Feinde in den Zahnwalen (Delphinen usw.), während die Bartenwale (Grönlandswal u. a. m.) sich von kleinen Planktontieren, z. B. *Clione borealis* (= Walaat) und selbst von *Calanus* ernähren. So findet sich *Calanus finmarchicus* im Nordmeer in Menge unter den Schichten, die massenhaft Diatomeen enthalten, und seine Exkremente sind voll von deren Panzern; er ist die Beute der Heringe, deren Mägen mit Copepodenbrei erfüllt gefunden werden (vgl. S. 247); den Heringen stellt der gemeine Tintenfisch des norwegischen Meeres, *Ommastrephes todarus*, gierig nach und folgt ihren Zügen; *Ommastrephes* wiederum ist eine willkommene Beute des Dorsches (*Gadus callarias*), den man auch damit ködert, und wird auch von einem Zahnwal, dem Dögling (*Hyperoodon diodon*), lebhaft verfolgt[35]. Alle diese Tiere aber düngen mit ihren Ausscheidungen und den letzten Zerfallstoffen ihrer Leichen wieder das Wasser für die Algenflora.

Durch diese Abhängigkeiten werden auch wichtige Zusammenhänge zwischen dem Vorkommen der Zehrer und der Verbreitung ihrer Nahrung bedingt. Der Erfolg der Makrelenfischerei an der Mündung des Englischen Kanals hängt von der Menge des tierischen Planktons, insonderheit der Copepoden (*Calanus finmarchicus* und mit ihm *Pseudocalanus elongatus*) ab; er war, entsprechend der Planktonmenge, 1905 hoch, 1906 sehr gering, 1907 wieder hoch[36]. Ebenso ist das Vorhandensein von Heringszügen an der Nordküste von Island von dem sommerlichen Auftreten von *Calanus* abhängig. Die Richtung der komplizierten Wanderungen des Herings, abgesehen von den Laichzügen, wird wahrscheinlich ganz von den wechselnden Nahrungsmassen vorgeschrieben. Die Verbreitung der Wale[37] wird ebenso durch das Vorkommen ihrer pelagischen Beutetiere bedingt. In den borealen und antarktischen Meeren, wo zu gewissen Jahreszeiten solcher Überfluß an Plankton herrscht, haben die Bartenwale ihre Heimat. Die Küstengewässer, gleichfalls reich an Plankton und von einer Menge

kleiner Fische wie Hering, Sprott, Anchovis (*Clupea harengus, C. sprattus, Engraulis encrasicholus*) bewohnt, beherbergen die Buckelwale (*Megaptera*). In offenen, wärmeren Meeren ist das Plankton in den obersten Schichten spärlich und hält sich in tieferen Schichten, die daher von einer großen Menge größerer Krebse und Tintenfische bevölkert sind; hier kommt der tintenfischfressende Spermwal (*Physeter macrocephalus*) mit seiner hohen Tauchfähigkeit (bis 750 m Tiefe) und der Dögling vor, in deren Mägen man dieselben Tintenfische findet, die das Tiefennetz in 500—600 m Tiefe erbeutet.

Innerhalb der weiten Ausdehnung des Pelagials lassen sich verschiedene Biotope nur in beschränktem Maße unterscheiden. Die Hauptunterschiede bestehen zwischen den Strömungen und den strömungslosen Gebieten, den Kalmen oder Halistasen.

Die Meeresströmungen sind für die Tierverbreitung im Meere von sehr großer Bedeutung. Denn die einfach treibenden Tiere, das Zooplankton, sind dem Transport durch das strömende Wasser völlig preisgegeben, und auch manche nektonischen Tiere folgen dem Lauf der Strömungen. Allerdings wissen wir bisher nur einiges über die Wirkung der Oberflächenströme; die Tiefenströme sind in ihrer besonderen Tierbevölkerung und in ihrer Wirkung auf die Tierverbreitung noch völlig unerforscht. Die Einwirkung der Strömungen auf das Tierleben in ihnen ist aber verschieden, je nachdem es sich um einen geschlossenen, in sich selbst zurückkehrenden Stromkreis (Zirkelstrom) oder um einen frei auslaufenden Endstrom handelt.

Durch den Stromkreis wird eine Tierart immer wieder an den Ausgangspunkt zurückgeführt und kommt wieder unter die gleichen Bedingungen. Ein Beispiel dafür bietet uns die Verteilung der Entwicklungsstufen des Copepoden *Calanus finmarchicus* im norwegischen Meer[38]. Im Frühjahr treten auf den Diatomeenwiesen bei den Shetlands-Inseln und Faröern große Massen von erwachsenen *C. f.* mit Eiern auf; durch die nordöstlich aufsteigende Golfströmung mitgerissen, wachsen die diesen Eiern entschlüpfenden Larven allmählich heran, während die alte Generation abstirbt; die Nauplien und Metanauplien werden dann weiter nördlich zu jungen Tieren (Juniores); der Strom steigt dann von Jan Mayen wieder herab, wobei die Zahl der Juniores immer mehr durch voll entwickelte Tiere verdrängt wird; ihre Überwinterung scheint in größeren Tiefen stattzufinden, und im Frühjahr treten sie bei den Faröern wieder in den Stromkreis ein und werden unter der Einwirkung des wärmeren Golfstromwassers geschlechtsreif. Schon bei diesem kleinen Stromkreis kommen die Bewohner des strömenden Wassers in Gebiete recht verschiedener Temperatur, müssen also eurytherm sein. Noch auffälliger ist das bei großen Stromkreisen, z. B. dem nördlichen und dem südlichen atlantischen. Der letztere führt das Wasser aus der Nachbarschaft des Äquators südlich bis etwa zum 48° südl. Br.; besonders in den peripheren Teilen dieses Kreises liegen die äußersten Temperaturen, denen die gleiche Wassermasse mit den darin enthaltenen Lebewesen während eines Umlaufs ausgesetzt ist, recht weit auseinander. Das Plankton, das in einem solchen Kreise

treibt, braucht viele Monate, ja mehrere Jahre (bei dem nördlichen atlantischen Stromkreis $1^1/_4$ Jahre, bei dem südlichen etwa $2^1/_4$ Jahre), bis es wieder an den Ausgangspunkt zurückgekehrt ist. Von kurzlebigen Planktonten folgen sich in diesem Zeitraum viele, unter Umständen Hunderte von Generationen. Aber auch größere Planktonten mit längerer Entwicklungsdauer sind in den aufeinanderfolgenden Generationen ganz verschiedenen Einflüssen ausgesetzt. Es ist sehr möglich, daß damit auch regelmäßige Gestaltverschiedenheiten zwischen diesen Generationen, Cyclomorphosen, verbunden sind, und Lohmann[39]) vermutet für Coccolithophoriden, Peridineen und Zooflagellaten, daß es Strömungsvariationen gibt in ähnlichem Sinne, wie im Süßwasser Temporalvariationen in den verschiedenen Jahreszeiten aufeinander folgen. Doch sind diese Verhältnisse noch nicht genügend erforscht.

Ganz anders liegen die Lebensbedingungen für die mitgeführten Planktonten in den Endströmen, die entweder warmes Wasser in die kalten Meere führen wie der Golfstrom oder der Kuroshio, oder kaltes Wasser in warme Meeresteile, wie der Labradorstrom oder der Perustrom. Durch solche Strömungen kommen eine Menge von Planktontieren unter Bedingungen, die ihnen nicht zusagen, vor allem stenotherme Tiere in ungünstige Temperaturverhältnisse. Je nach den Jahreszeiten überwiegen in den Endgebieten kalte oder warme Strömungen: im Frühjahr sind Leitformen des Kaltwassers, z. B. *Oikopleura labradoriensis* und *Fritillaria borealis* auch in der Nordsee verbreitet, während im Sommer Warmwasserformen wie *Physophora hydrostatica* bis zu den Lofoten getrieben werden[40]). Diese Fremdlinge leiden mehr oder weniger Not unter den neuen Lebensbedingungen; sie können sich dort nicht fortpflanzen und gehen schließlich selbst infolge der Schädigungen durch die neue Umwelt zugrunde. Besonders auffällig sind die Gegensätze dort, wo eine kalte und eine warme Strömung zusammenstoßen. Dabei kommt es in manchen Schelfgebieten zu Verlagerungen der Strömungen und infolgedessen zu schnellen und starken Schwankungen der Wassertemperatur; in der Narragansettbai beobachtete Fewkes[41]) zwischen zwei aufeinanderfolgenden Flutwellen einen Temperaturunterschied von mehr als 5,5° durch wechselndes Überwiegen des Labrador- und Golfstroms. An solchen Stellen, z. B. an den Neu-Englandbänken, der Agulhasbank, der Spitzbergenbank und dem Zusammenstoß von Kuroshio und Ojashio an der Ostküste von Japan, kommt es daher zu einem Massensterben im Plankton wie im Nekton. Murray stellte fest, daß die Ablagerungen pelagischer Foraminiferen am Meeresboden am reichlichsten sind, wo sich Ströme verschiedener Temperaturen begegnen. Ungewöhnliches Vordringen kalten Wassers nach Westen über die warmen Bänke im Süden der Neu-Englandstaaten führte im Frühjahr 1882 zu einem gewaltigen Massensterben des häufigen stenothermen sog. Tilefisch, *Lopholatilus chamaeleonticeps*, der danach für lange Zeit vollständig verschwunden war[42]); gleichzeitig waren die früher hier am Rand des Golfstroms reichlich gefischten südlichen Planktonformen verschwunden. An solchen Stellen sinkt dann ein Leichenregen zum Meeresboden nieder und dient teils einer überreichen Bodenfauna

als Nahrung, teils liefert er durch Zersetzung Düngung für die Planktonpflanzen, wodurch auch wieder das pelagische Tierleben gefördert wird

Den von der Strömung mitgebrachten Formen mischen sich im Laufe des Weges andere bei, die von den Rändern oder aus unbewegten tieferen Schichten in die Wasser der Strömung eintreten, so daß sich die Zusammensetzung des Planktons in der Strömung im Laufe des Weges ändert.

Entsprechend ihrem verschiedenen Ursprung haben solche Strömungen eine verschiedene Bewohnerschaft, die für sie kennzeichnend ist, um so mehr, je größer die Entfernung von der Ursprungsstelle und der Unterschied in Temperatur und Salzgehalt gegenüber den benachbarten Wassermassen ist. Der Guineastrom, der im Atlantik etwa unter dem Äquator von W nach O verläuft, ist scharf und unvermittelt gegen die benachbarten Strömungen, den Nord- und Südäquatorialstrom unterschieden durch die Unmenge der Schizophycee *Trichodesmium* sowie durch das Auftreten neritischer Formen, wie der Appendicularie *Oikopleura dioica* und der Peridinee *Prosocentrum micans.* Die Tierwelt des Labradorstroms ist von der der Irmingersee verschieden. Eine Leitform des Polarstroms im NO von Island ist der Copepode *Calanus hyperboreus*, während die zentralen Teile des norwegischen Meeres durch *Pseudocalanus* gekennzeichnet sind. Ein Charaktertier des nördlichen atlantischen Stromkreises ist der Riesenhai (*Cetorhinus maximus*), der sich von der Strömung treiben läßt und außerhalb dieses Stromkreises nur als gelegentlicher Besucher getroffen wird.

An den Rändern der Ströme gegen das unbewegte Wasser werden nicht selten Tiere in großer Menge angehäuft, in ähnlicher Weise, wie sich bei Hochwasser der Flüsse in stillen Buchten die mitgetriebenen festen Körper, wie Zweige, Halme, Pflanzensamen, Schneckengehäuse u. a. als Genist ansammeln. So traf im Oktober 1898 die deutsche Tiefsee-Expedition[42]) und ebenso im November 1901 die Deutsche Südpolar-Expedition[43]) am Westrande des Benguelastroms eine etwa 100 m lange dichte Wolke von *Salpa flagellifera*; es handelt sich also wahrscheinlich nicht um ein zufälliges, regelloses Vorkommen, sondern um eine gesetzmäßige Erscheinung. Ebenso waren für Warmwasser-Pteropoden einzelne Stationen am Rande großer Strömungsgebiete besonders ergebnisreich[49]).



In der gleichen Weise, wie hier Tiere aus dem Strom in das unbewegte Wasser ausgeschieden werden, geschieht dasselbe mit den Tangbüscheln, die, durch Schwimmblasen getragen, in den Strömen oberflächlich treiben. In den Gebieten stagnierenden Oberflächenwassers, den Kalmen oder Halostasen, sammeln sich solche Tangbüschel in großen Massen an. In der Kalme, die von dem nördlichen atlantischen Stromkreis umflossen wird, ist es das sog. Golfkraut, *Sargassum bacciferum*, im Indopazifik sind es andere *Sargassum*-Arten, im Südpazifik *Macrocystis pyrifera.* Die Tangbüschel werden von den wechselnden Winden hin- und hergeführt und können unter Umständen auch wieder in den Strom geraten, um den Kreislauf zum zweiten

Male anzutreten. Solche Tanganhäufungen bilden einen besonderen Biotop im Pelagial mit einer eigenartigen Lebensgemeinschaft.

Das best untersuchte Beispiel einer solchen Halistase ist die atlantische Sargassosee[44]). Das Golfkraut kommt von den Küsten und Inseln des Karaibischen Meeres, wo es von dem starkströmenden Floridastrom mitgerissen wird; besonders im Sommer, zur Zeit der Tropenorkane, sind die treibenden *Sargassum*-Büschel im Strom zahlreich. Sie werden am rechten Rande des Stromes ausgestoßen, halten sich dann im Wasser schwimmend und wachsen weiter, ohne jedoch zu fruktifizieren, bis die allmählich brüchig werdenden Schwimmblasen abreißen und die Büschel untersinken. Der Tang bildet Unterlage und Schlupfwinkel für eine „sonderbar nomadische Fauna"[45]) litoraler Herkunft; sie stammt ursprünglich aus der Heimat des Tangs und besteht aus den Tieren, die sich während der langen Reise auf diesem Floß halten und im freien Wasser ein litorales Leben führen können. Dazu sind allerhand Anpassungen notwendig, wie Befestigung auf den „Blättern", bei den freilebenden Formen Sicherung der Nachkommenschaft durch Brutpflege oder Nestbau. Einige der hier lebenden Arten, z. B. der Fisch *Pterophryne histrio* (= *Antennarius marmoratus*) kommt auch noch an der Golfküste Amerikas häufig vor; die Krabbe *Planes minutus* lebt weit verbreitet an schwimmenden Körpern aller Art, die Garnele *Leander tenuicornis* wird auch im Pazifik gefunden. Andere Arten dagegen haben sich hier im Sargassomeer vielleicht spezifisch umgebildet, so die Garnele *Latreutes ensiferus*, die nur hier vorkommt[46]). Da die Anpassungen an das halbpelagische Leben nicht allen ursprünglichen Bewohnern des Sargassokrautes zugänglich waren, ist die Tierwelt artenarm; neben einigen Algenarten sind es 16 Tierarten, die dem Tang direkt angeheftet sind (10 Hydropolypen, 2 Polychäten, 2 Bryozoën, 1 Cirriped, 1 Ascidie)[47]), dazu kommen noch kleine freibewegliche Tiere, die auf dem Tang leben oder zeitweilig ruhen, wie Strudelwürmer, Schnecken, Fische. Die Stückzahl der Sargassotiere ist meist recht groß.

Die Tiere sind durchaus vom Kraut abhängig. Entweder sind sie festgewachsen oder den Blättern angeheftet, oder, wenn sie schwimmen können, lassen sie sich zeitweilig auf das Kraut nieder, sie sind hemipelagisch. Am zahlreichsten sind die Kolonien des Moostierchens *Membranipora* und danach die spiraligen Kalkröhren des Wurmes *Spirorbis*; von Hydroidpolypen sind *Clytia* und *Laomedea* am häufigsten; auch eine kleine Ascidie (*Diplosoma*) ist dem Kraut aufgewachsen (Abb. 62). Hier kriecht die Nacktschnecke *Scyllaea pelagica*; hier fertigt sich durch Verspinnen der Blätter mittels Schleimfäden der kleine (3,3 cm lange) Fisch *Pterophryne* ein Nest für seine Eier; hier ruht meistens auch die kleine Krabbe *Planes (Nautilograpsus) minutus*, deren Ausdauer im Schwimmen gering ist. Dem Kraut sind sie auch in merkwürdiger Weise in Form, Färbung und Größe angepaßt. Der Tang hat eine gelbbraune Farbe und erscheint durch die kleinen *Membranipora*-Kolonien und *Spirorbis*-Röhren weiß gefleckt. In gleicher

Weise auf gelbbraunem Grunde weiß gefleckt, oft mit merkwürdigen lappigen Fortsätzen, sind auch die Sargassotiere; das ist die Farbe der *Pterophryne*, der Seenadel *Syngnathus pelagicus* und des Seepferdchens *Hippocampus ramulosus*; sie kehrt auch bei der Nacktschnecke wieder, und unter den Krebsen bei *Planes* und den beiden Garnelen (*Latreutes* und *Leander*)[48]. Die verhältnismäßig schwerfälligen Tiere bedürfen eines solchen Schutzkleides wohl gegen die Angriffe der scharfsichtigen Vögel[45].



Abb. 62. Treibender Sargassumzweig, besetzt mit den Hydropolypen *Aglaophenia* und *Clytia*, der Bryozoe *Membranipora* und dem Röhrenwurm *Spirorbis*. Nach E. Hentschel.

Im übrigen zeichnet sich das Sargassomeer durch Planktonarmut aus. Sein Wasser ist daher sehr durchsichtig; man kann die Secchischeibe hier bis zu einer Tiefe von 66 m sehen, im Mittelmeer nur bis 33, in der Nordsee selten tiefer als 20, in der Ostsee bis 13 m. Zu üppiger Entfaltung gelangen nur wenige Planktontiere, z. B. der Wasserfloh *Evadne spinifera* und die Larven der am Kraut lebenden Arten. Eine besondere Eigentümlichkeit der Halostase liegt in der hohen Temperatur des Tiefenwassers, die bei 200 m Tiefe noch 18°, bei 400 m noch 16° beträgt, also um 4° höher ist als in entsprechenden Tiefen benachbarter Meeresteile. Dies Herabreichen hoher Temperaturen in verhältnismäßig große Tiefen erinnert in gewisser Beziehung an die Verhältnisse im Mittelmeer, wo von 500 m ab bis zu den größten Tiefen die Temperatur von 13,5° gleichbleibt; es erklärt sich dadurch, daß hier absteigende Wasserströmungen ständig Oberflächenwasser in große Tiefen führen. Da liegt wohl auch der Schlüssel für die Planktonarmut des Sargassomeeres: das Oberflächenwasser ist arm an Pflanzennährstoffen (vgl. S. 180). Auch in der Zusammensetzung des Planktons bestehen Ähnlichkeiten zwischen Sargassomeer und Mittelmeer[49]; bei ähnlicher Planktonarmut stimmen sie in einer Reihe von Einzelzügen überein: ähnliche Zusammensetzung des Nannoplanktons, Parallelerscheinungen im Auftreten der Radiolarien, besonders der koloniebildenden, nur von diesen zwei Fundorten ist das Radiolar *Lithoptera fenestrata* bekannt; weitere Vergleichsformen sind der Ringelwurm *Alciopa contrainii* und der Copepode *Copilia mediterranea*. Die inneren Ursachen dieser Ähnlichkeit sind noch nicht ergründet.

Literatur.

1) E. Bresslau, Verh. D. Zool. Ges. 23. Vers., S. 226—232. — 2) Biol. Cbl. 22, S. 596—605 u. 609—638. — 3) *Steuer, Planktonkunde, S. 188—238. — 4) L. Rhumbler in *Erg. Plankton-Exp. 3, S. 217 ff. — 5) J. A. Meyer, Wiss. Meeresunters. N. F. 16 (Kiel), S. 281. — 6) H. Simroth in *Erg. Plankton-Exp. 2, Fe. — 7) Proc. Boston Soc. Nat. Hist. 13, S. 107. — 8) L. Joubin, Bull. Soc. Zool. France 20, S. 94 f. u. 23, S. 101—113. — 9) K. Brandt, ZJb. Syst. 9, S. 52 ff. A. Pratje, Arch. f. Protkde. 42, S. 22. — 10) R. Hesse, Naturw. 6, S. 322—324. — 11) H. J. Hansen, Dan. Ingolf-Exp. 3², S. 6. — 12) W. F. Weldon, Journ. Mar. Biol. Ass. Un. Kingdom 1889—90, N. S. 1, S. 169. R. Woltereck, Zoologica, Heft 67, 1913. — 13) V. Haecker in *Erg. D. Tiefsee-Exp. 14, S. 243 f. — 14) R. v. Ritter-Záhony in *Erg. Plankton-Exp. 2 He, S. 22. — 15) *Murray and Hjort, Ocean, S. 621 f. u. 580. — 16) Ebenda S. 694—699. — 17) Ebenda S. 621. — 18) *Résumé planct., S. 52, 171, 182. — 19) *Lohmann, Bevölkerung, S. 342. — 20) Verh. D. Zool. Ges. 22. Vers., S. 43 f. — 21) *Joubin, Océans, S. 261. — 22) K. Möbius, Bericht der Kieler Kommission 1871, S. 140. — 23) A. Popofsky, Arch. f. Protistenkde. 7, S. 345—394. — 24) Verh. D. Zool. Ges. 2. Vers., S. 120. — 25) *Lohmann, Bevölkerung, S. 22, 49, 432. — 26) Int. Rev. Hydrob. 10, S. 612 ff., 656. — 27) *Lohmann, Bevölkerung. — 28) E. Vanhöffen, Zool. Anz. 19, S. 523—526. — 29) *Haeckel, Planktonstudien, S. 85. A. Agassiz, Bull. Mus. comp. Zool. 23, S. 30 f. — 30) in *Erg. Plankton-Exp. 2 I., S. 108. — 31) *Lo Bianco, Tiefseefischerei, S. 75. — 32) Hj. Théel, Ark. f. Zool. 4, Nr. 5, S. 41. — 33) *Lohmann, Bevölkerung, S. 253. — 34) H. Lohmann in *Erg. Plankton-Exp. 2, Ec, S. 115. — 35) Murray and Hjort, Ocean, S. 648 f. — 36) G. E. Bullen, vgl. Zool. Cbl. 16, S. 37. — 37) J. Hjort in *Murray and Hjort, Ocean, S. 782. — 38) D. Damas, Publ. de circonstance Nr. 22, 1905 (Zool. Cbl. 14, S. 776). — 39) *Lohmann, Bevölkerung, S. 332 ff. — 40) *Chun, Arkt. und antarkt. Plankton, S. 8 f. — 41) J. W. Fewkes, Bull. Mus. comp. Zool. 13, S. 211 Anm. — 42) *Jordan and Evermann, Fishes, S. 2279. *Murray and Hjort, Ocean, S. 706 f. — 43) *Erg. D. Tiefsee-Exp. 12, S. 42 f. *D. Südpolar-Exp. 9, S. 196 f. u. S. 152. — 44) K. Apstein, Tierleben der Hochsee. Kiel 1905, S. 24 ff. — 45) *Wyville Thomson, Atlantic 2, S. 339 u. S. 9. — 46) A. E. Ortmann in *Erg. Plankton-Exp. 2, Gb, S. 61. — 47) E. Hentschel, Jb. Hamburger Wiss. Anst. 38, Beiheft, S. 1—26. — 48) *Murray and Hjort, Ocean, S. 671 und Farbtafel 5 u. 6. — 49) A. Steuer, Verh. Ges. D. Natf. Ärzte, 85. Vers., 1. Tl., S. 173 f.

XIV. Die Tiefengliederung des Meeres (das abyssische Benthal und Pelagial).

Durch das verschieden tiefe Eindringen des Lichtes werden im Meere bestimmte Tiefenstufen abgegrenzt, die auch durch die in ihnen vorkommenden Lebewesen verschieden sind. Zunächst kann man durchleuchtete und lichtlose Gebiete unterscheiden. Dabei darf lichtlos

natürlich nicht im physikalischen Sinne genommen werden — Grein[1]) konnte noch in 1500 m Tiefe Schwärzung hochempfindlicher photographischer Platten nachweisen —, sondern im physiologischen Sinne, wo die Lichtmenge unter die Reizschwelle der Tieraugen und die Assimilationsschwelle der Pflanzen sinkt. Eine scharfe Grenze läßt sich da um so weniger angeben, als diese Reizschwellen bei verschiedenen Tierformen ungleich sein dürften. Auch wenn man eine bestimmte Grenze annimmt, wird sie an verschiedenen Orten je nach der geographische Breite verschieden tief liegen. Die Lichtstrahlen, die unter 50° nördl. Br. bis 500 m eindringen, durchlaufen im Wasser, beim höchsten Stande der Sonne, dieselbe Strecke, wie wenn sie unter 33° nördl. Br. bis 650 m oder unter 67° nördl. Br. bis 300 m Tiefe eindringen. Das Licht hat also in diesen Tiefen gleiche Intensität unter der Voraussetzung, daß die Transparenz des Wassers und der Atmosphäre an den drei Orten gleich ist; da aber beide nach Norden zu abnehmen, kann man sagen, daß die Intensität der Strahlen die gleiche sein wird in 33° nördl. Br. bei 800 m, in 50° nördl. Br. bei 500 m und in 67° nördl. Br. bei 200 m (vgl. S. 172). Auch am gleichen Ort wechselt die Lichtintensität in derselben Tiefe nicht nur mit der Tageszeit, sondern auch ganz wesentlich mit der Jahreszeit; überall wird zur Sommersonnenwende um Mittag bei sonst gleichen Verhältnissen das Licht am tiefsten eindringen. Trotzdem müssen wir die Unterscheidung einer durchleuchteten und einer lichtlosen Stufe festhalten, wegen des bedeutenden Unterschieds in den Lebensbedingungen.

In der durchleuchteten Stufe aber wieder verschiedene Unterstufen zu unterscheiden, dürfte ökologisch unbegründet sein, da sich verschiedene Tiere gegen die Unterschiede der Beleuchtung sehr ungleich verhalten. Immerhin seien hier die Einteilungen von Chun[2]) und von Lo Bianco[3]) als Beispiele angeführt:

nach Chun		nach Lo Bianco
0—80 m	gut durchleuchtete (euphotische) Stufe	0—30 m
80—200 m	schwachbeleuchtete (dysphotische) Stufe	30—500 m
unter 200 m	lichtlose (abyssale) Stufe	unter 500 m

Chun legt die von ihm bei den Canarischen Inseln beobachteten Verhältnisse zugrunde, Lo Bianco die des Golfs von Neapel; die Zahlen zeigen, wieviel Willkür in der Abmessung hier mit unterläuft.

Die Stufen sind sowohl im Benthal wie im Pelagial vorhanden und machen sich in beiden in ähnlicher Weise durch bestimmte Besonderheiten der Lebewesen geltend. Von der unteren Grenze der Belichtung, die man, je nach der geographischen Breite, zwischen 550 m und 200 m und selbst in noch geringerer Tiefe ansetzen kann, ist keine weitere Gliederung vorhanden. Al. Agassiz hat im lichtlosen Benthal ein Archibenthal (= Kontinental) bis zur Grenze des Schelfabfalls (900—1000 m) und ein Abyssal von da nach unten trennen wollen; aber eine Grenze im Vorkommen verschieden zusammengesetzter Faunen ist damit in noch viel geringerem Maße gegeben als mit der Grenze zwischen euphotischer und dysphotischer Stufe. Die großen Unterschiede des Druckes in den verschiedenen Tiefen machen sich in der Tierverteilung wenig bemerkbar.

Das Eindringen des Lichtes hat die unmittelbarste Bedeutung für das Vorkommen der Pflanzen. Diese haben im Benthal wie im Pelagial ihre Hauptverbreitung in den oberen Schichten der durchleuchteten Stufe und ihre Gedeihstufe reicht daher in den tropischen Meeren tiefer als in den polaren. Deutlich zeigen das Lohmanns[4]) mindestens relativ einwandfreie Zahlen für die Verbreitung des Nannoplanktons, das ja überwiegend aus pflanzlichen, assimilierenden Lebewesen besteht. In 1 l Wasser befinden sich im Durchschnitt folgende Zahlen von Einzelorganismen:

in Tiefen von:	*0 m*	*50 m*	*100 m*	*200 m*	*400 m*
a) im kühlen Wasser:	21601	6245	2039	317	140
Verhältniszahlen:	100	29	9,5	1,5	0,5
b) im warmen Wasser:	2486	2335	1059	193	46
Verhältniszahlen:	100	94	42	8	2
a : b:	8,8	2,6	1,9	1,6	3,0

In größere Tiefen gelangen nur die Dauersporen und die abgestorbenen Reste der Pflanzen. Durch diese Verteilung der Pflanzen wird eine Menge von Tieren, die sich von ihnen nähren, an die durchleuchtete Stufe gebunden.

Die Wassermasse der lichtlosen Stufe des Benthals und Pelagials, also die Wassermasse des Abyssals, übertrifft die der durchleuchteten bei weitem. Von der Gesamtoberfläche des Weltmeers[5]) liegen

	15,59%	19,34%	58,42%	6,5%	0,15%
über den Tiefen von	0—1820 m	1820—3640 m	3640—5460 m	5460—7280 m	> 7280 m.

Das ganze gewaltige Gebiet von mehr als 400 m Tiefe zeigt eine weit größere Einheitlichkeit in den Lebensbedingungen als die viel unbedeutendere durchlichtete Stufe: überall beständig ein völliges Fehlen von Sonnenlicht; überall eine konstante niedere Temperatur, die nach der Tiefe zu in regelmäßigen Schritten abnimmt bis zu Temperaturen unter 0^0; fast überall ein gänzliches Fehlen von Bewegung, jedenfalls von schneller Bewegung des Wassers, so daß man es als Stillwasser bezeichnen kann.

Die Tierwelt, die die abyssische Stufe bewohnt, stellt nun keineswegs eine einheitliche Tiefenfauna vor, die von der Fauna des durchlichteten Meeres völlig verschieden wäre. Das abyssische Benthal steht dem litoralen Benthal, das abyssische Pelagial dem Pelagial der durchleuchteten Stufe viel näher als die abyssischen Stufen der beiden Biochoren untereinander. Aber die abyssische Tierwelt enthält doch in großem Umfang Formen mit gemeinsamen, eigenartigen Merkmalen, die den durchleuchteten Gebieten ganz oder nahezu fehlen und die in ihren Besonderheiten durch die in der lichtlosen Tiefe herrschenden Lebensverhältnisse bedingt sind, z. B. die gestielten Haarsterne oder die Fischfamilie der Macruriden.

Die Mengenverhältnisse nehmen sowohl für benthonische wie für pelagische Tiere mit der Tiefe beständig ab, und zwar sowohl die Artzahl wie die Stückzahl. Das gilt ganz übereinstimmend für alle Tiergruppen. Im allgemeinen zeigt sich das schon auffällig in der Gesamtausbeute der Challenger-Expedition[6]). Es wurden in den oberen 180 m mehr Tierarten erbeutet als in allen übrigen Tiefen zusammen (vgl.

Tabelle S. 20). Wie für die Artdichte gilt das auch für die Wohndichte. Aus Tiefen von mehr als 1800 m brachten die Schleppnetzzüge des „Challenger“ selten mehr als 10—15 Stücke einer Art, aber aus geringeren Tiefen, z. B. 900 m, Hunderte von Stücken von Holothurien, Asselspinnen (Pycnogoniden), Krebstieren u. a. Ähnlich ergaben die Fänge mit den Vertikalnetzen des „Michael Sars“ in 4500—1500 m Tiefe, also aus einer durchfischten Wassersäule von 3000 m, von Fischen nur 10, von Garnelen 11 Stück, dagegen in 1350—450 m, also aus nur 600 m Wassersäule, 44 Fische und 35 Garnelen.

Die schnelle Abnahme der Tierbevölkerung mit zunehmender Tiefe gilt auch für die einzelnen Gruppen. So verteilen sich die Foraminiferen der „Gazelle“-Ausbeute[7]) folgendermaßen:

in m Tiefe:	0-100,	100-500,	500-1000,	1000-2000,	2000-3000,	3000-4000,	4000-5000,	5000-6000
Artenzahl:	138	352	132	147	53	79	38	19

oder die zusammengesetzten Ascidien der „Challenger“-Ausbeute[8]):

in m Tiefe:	0—90,	90—180,	180—450,	450—900,	900—1800,	> 1800
Artenzahl:	60	31	12	4	7	1

oder die Krabben (Brachyuren) des „Challenger“[9]):

in m Tiefe:	0—36,	36—180,	180—360,	360—900,	900—1800,	1800—3600
Artenzahl:	190	75	28	21	3	2.

Die großen Tiefen von mehr als 4500 m sind überaus arm an Lebewesen. Dredschzüge bringen, auch wenn sie technisch gelungen sind, aus solchen Tiefen stets nur wenige Tiere herauf.

Die in den verschiedenen Tiefen lebenden Tierarten sind durchaus nicht immer kennzeichnend für die betreffende Tiefenschicht, in der sie gefunden werden. Wir können eurybathe Tierarten, die in sehr verschiedenen Tiefen vorkommen, von stenobathen Arten unterscheiden, die auf eine beschränkte Tiefenschicht angewiesen sind. So kommen von 20 Borstenwürmern[10]), die in größere Tiefe als 1800 m hinabsteigen, 12 auch innerhalb der oberen 180 m vor; das Wohngebiet erstreckt sich bei dem Seeigel *Echinocardium australe* von 0—4900 m, bei der Muschel *Scrobicularia longicallus* von 36—4400 m, bei der Schnecke *Natica groenlandica* von 4—2300 m, bei der Garnele *Gennadas parvus* von 600—5600 m. Beispiele stenobather Tiere dagegen sind, abgesehen von den rein litoralen Tieren oder von den an die Oberfläche gebundenen, wie *Velella*, weniger häufig; hier seien aufgeführt die Ascidie *Caesira eugyroides* in Tiefen von 450—540 m, die Feuerwalze *Pyrosoma elongatum* zwischen 750 und 1500 m, der Fisch *Argyropelecus hemigymnus* zwischen 150 und 500 m.

Das lichtlose Benthal zeigt wie das Litoral und die Flachsee eine Reihe von verschiedenen Ausbildungsformen, die als verschiedene Biotope aufzufassen sind. Diese sind aber nicht durchaus abhängig von der Tiefe, sondern können zum Teil in gleichen Tiefen nebeneinander vorkommen. In der Hauptsache sind es Unterschiede des Untergrundes. Felsigen Untergrund gibt es ja im tiefen Wasser nur an sehr beschränkten Stellen, wo starke Strömungen bis in Tiefen über 400 m hinabgehen und die Ablagerung von Schlamm u. dgl. verhindern (vgl. S. 158). Von diesen wenigen Stellen abgesehen, ist der

Boden des Weltmeers mit Sinkstoffen bedeckt, die nach Ursprung und Zusammensetzung verschieden sind.

Murray unterscheidet terrigene und pelagische Ablagerungen. Die terrigenen Ablagerungen stammen vom festen Lande und bestehen aus Zersetzungsprodukten der Gesteine, hauptsächlich aus Quarzsand. Solche Stoffe werden in der Regel in der Nähe der Landmassen abgelagert; stellenweise sind sie aber auch durch treibende Eisberge weit vom Lande fortgetragen und über den Boden des Meeres verstreut worden, wo sie jedoch keine zusammenhängenden einheitlichen Bodendecken bilden. Nahe der Küste, im flachen, bewegten Wasser, können sich nur gröbere Sinkstoffe halten, Kies und Sand; die feineren Teilchen werden durch die Wellenbewegung weiter fortgetragen und im flachen Wasser immer wieder aufgewühlt und kommen erst in ruhigem Wasser zu endgültiger Ablagerung. Immerhin bleiben sie auch dann stets in Küstennähe; wo große Flüsse münden, werden die Schlammassen oft weit hinausgetragen, bis an den Rand des Festlandsockels.

Demgegenüber sind die pelagischen Ablagerungen Reste von pelagischen Lebewesen und finden sich in der Hauptsache im Wasser von etwa 200 m abwärts. Es sind besonders Kalk- und Kieselskelette und -gehäuse, die sich hier am Boden anhäufen, und ihre Zusammensetzung hängt einmal von der Gegend, dann aber auch von der Tiefenlage ab. Murray unterscheidet hier kalkige (Pteropodenschlamm, Globigerinenschlamm) und kieselige Ablagerungen (Diatomeenschlamm, Radiolarienschlamm), die er nach den vorwiegenden Bestandteilen benannt hat. Die kalkigen Ablagerungen finden sich besonders in tropischen und subtropischen Gegenden, wo den pelagischen Lebewesen eine reichliche Kalkausscheidung möglich ist; die kieseligen kommen in polaren Gebieten vor und in solchen, wo eine Beimischung von tonigen Bestandteilen im Oberflächenwasser die Bildung von Kieselskeletten begünstigt, wie z. B. in den hinterindischen Meeresabschnitten mit dem reichen Zustrom an Flußwasser. In sehr großen Tiefen bilden sich weder kalkige noch kieselige Ablagerungen, da unter dem hohen Druck deren Bestandteile aufgelöst werden, sondern der rote Ton, der aus der Zersetzung vulkanischen Materials stammt. Pteropodenschlamm findet sich in vergleichsweise flachem Wasser in ziemlich geringer Ausdehnung. Dagegen hat der Globigerinenschlamm eine weite Verbreitung und steht darin nur hinter dem roten Ton zurück; er deckt 29,2 % des gesamten Meeresbodens (105 Millionen km^2) und herrscht z. B. im Nordatlantik vor, wo er nur an wenigen Stellen vom roten Ton unterbrochen wird. Der rote Ton dagegen ist die typische Bodendecke des Pazifik, in dem er seine größte Entwicklung erreicht.

Globigerinenschlamm ist infolge seines Kalkreichtums besonders günstig für die Entwicklung der höheren Lebensformen[11]. Wo in der Hauptsache Diatomeenschalen den Boden decken, wie bei einigen Stationen des „Challenger“ im Indik, besteht die höhere Tierwelt aus Formen mit nur wenig Kalk im Gehäuse, wie sehr dünnschaligen irregulären Seeigeln, und besonders einem Überfluß an Holothurien[11]. Dagegen ist das Tierleben auf dem roten Ton allgemein spärlich; hier

gedeihen nur schalenlose Formen, wie Ringelwürmer oder Holothurien; allerdings kommt dabei auch die große Tiefe in Betracht, in der diese Ablagerung stets liegt. Die terrigenen Ablagerungen verhalten sich verschieden. Im indischen Inselmeer, wo sie sehr reichlich vorhanden sind, tragen sie oft eine sehr reiche Tierwelt; dagegen berichtet Chun von dem zähen Flußschlamm, der den Meeresboden vom Golf von Guinea bis zur Kongomündung auf weite Strecken bedeckt, daß er sehr tierarm ist. Im übrigen können einzelne Gruppen eine besondere Vorliebe für diesen oder jenen Untergrund haben. Die Glasschwämme (Hexactinelliden)[12]) mit ihrem Kieselskelett gedeihen vor allem auf kieselsäurehaltigem Boden, am besten auf Diatomeenschlamm, demnächst auf Radiolarienschlamm, danach folgt blauer Tiefseeschlamm, eine quarzreiche terrigene Ablagerung.



Abb. 63. Abb. 64.

Abb. 63. *Rhizocrinus lofotensis*, ein gestielter Crinoide der Tiefsee. Nach J. E. V. Boas.
Abb. 64. *Chlidonophora chuni*, langgestielter Brachiopode der Tiefsee. Nach F. Blochmann aus C. Chun.

Der Tiefseeschlamm läßt sich im allgemeinen nach Aussehen und Konsistenz mit Butter im Sommer vergleichen[13]). Daher müssen die Tiere, die auf ihm leben, Einrichtungen haben, die ein Einsinken in die Unterlage verhindern. Diese bestehen in einer Vergrößerung der Tragfläche und, bei Tieren mit Gliedmaßen, einer Verteilung der Last auf möglichst weit voneinander entfernte Stützpunkte. So finden wir bei Seeigeln der Tiefsee kuchenartig abgeplattete Formen, z. B. *Sperosoma grimaldi*; Holothurien haben eine besonders verbreiterte Sohle. Fast alle Tiefseeschwämme aus allen Ordnungen sind gestielt, oder am

basalen Ende mit Bürsten oder Krägen von ausstrahlenden Nadeln versehen, um sich auf der Oberfläche des Schlammes halten zu können[11]). Ähnlich verhalten sich andere gestielte Formen, wie Hydroidpolypen (z. B. *Branchiocerianthus*), Hornkorallen (z. B. *Chrysogorgia*), Haarsterne (z. B. *Rhizocrinus lofotensis*, Abb. 63), Brachiopoden (*Chlidonophora chuni*, Abb. 64) mit ihren wurzelartigen Verästelungen am Stielende. Die auf dem Tiefseeschlamm lebenden Krebse der verschiedensten Gruppen haben meist, im Vergleich mit ihren Verwandten auf festem Grund, sehr verlängerte Beine, deren Endglieder durch reiche Behaarung sohlenartig verbreitert sind (Abb. 65 u. 66).



Abb. 65. Tiefsee-Assel *Eurycope novaezelandiae* aus 2000 m Tiefe, auf blauem Schlamm. Nach F. E. Beddard.

Das lichtlose Pelagial hat seine obere Grenze zwischen 500 und 200 m, je nach der geographischen Breite. Noch viel weniger als im Benthal läßt sich eine scharfe Abgrenzung der abyssischen pelagischen Tierwelt gegen die der oberflächlichen Schichten finden. Ja die meisten der Tiere, die in der lichtlosen Stufe nahe der oberen Grenze leben, steigen zeitweise in die oberflächlichen Schichten auf. Manche machen dort ihre Entwicklung durch; andere kommen regelmäßig bei Nacht herauf und führen somit periodische Wanderungen aus. Freilich gibt es auch Formen, die dauernd im Dunkel der Tiefsee bleiben. So wurden 90 % der Fischlarven und Jungfische, die der „Michael Sars" im Atlantik erbeutete, in Tiefen von 0—150 m gefangen; dagegen scheint *Alepocephalus* auch

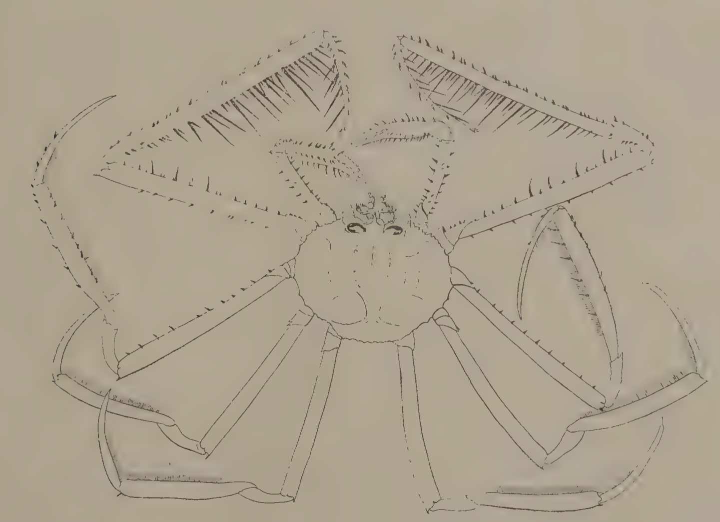


Abb. 66. Krabbe *Platymaia wyville-thomsoni* aus 275—800 m. $^1/_3$ nat. Gr. Nach F. Doflein.

während seiner Entwicklung in der Tiefe zu leben. Seltener ist es, daß ein Oberflächentier seine Entwicklung in der Tiefe durchmacht, wie die Siphonophore *Velella*, deren Larven in 1000 m Tiefe gefangen werden. Bei nächtlichen Fängen an der Oberfläche kommen nicht selten Fische mit allen Merkmalen der Tiefseebewohner ins Netz, wie *Astronesthes* und *Idiacanthus*. Die Heringsfischer fangen bei Tag mit dem Trawl am Boden, bei Nacht mit dem Treibnetz nahe der Oberfläche. Dorsche, die tags an Angeln in 360 m Tiefe gefangen werden, haben Tintenfische (*Ommastrephes*) im Magen, die nachts an der Oberfläche erscheinen. Auch kleinere Formen machen solche periodische Wanderungen. Für *Calanus finmarchicus* z. B. sind die Einzelheiten dieser Wanderungen genau festgestellt worden[14]): tagsüber (6—6 Uhr) fängt man ihn in 350—450 m Tiefe; von 6—8 Uhr abends ist er gleichmäßig von 350 m Tiefe bis zur Oberfläche verteilt; um Mitternacht sind alle zwischen 46 und 35 m angehäuft; zwischen 4 und 6 Uhr morgens liegt die Hauptmenge bei 180 m. Die Zusammensetzung des Oberflächenplanktons ist deshalb bei Nacht wesentlich anders als bei Tag. — Auch zum Laichen kommen bisweilen Tiere aus den dunklen Tiefen an die Oberfläche. Der altertümliche Cephalopode *Nautilus* z. B., der sich sonst in größeren Tiefen hält, findet sich bei Ambon von Mai bis September im flachen Wasser zur Eiablage ein[15]).

Wennschon keine einheitliche Tiefseefauna vorhanden ist, so hat doch die Eigenartigkeit der Lebensbedingungen, unter denen alle Tiefseetiere stehen, viele gemeinsame Anpassungen zur Folge, die sich in ähnlichen körperlichen Eigentümlichkeiten aussprechen. Solche Besonderheiten der Lebensverhältnisse sind die Nahrungsversorgung, der Lichtmangel, das Fehlen von Wasserbewegung und die niedere Temperatur; auch der hohe Druck wäre zu nennen. Schließlich ist die Gleichartigkeit der Bedingungen hier noch größer als sonst im Meere; auch das hat seine Wirkungen auf die Tierwelt.

Den Tieren der lichtlosen Meerestiefen stehen lebende Pflanzen als Nahrung nicht zu Gebote. Die organische Nahrung, die sich hier findet, besteht, außer aus lebenden Tieren, aus Leichen und Zerfallsprodukten von Pflanzen und Tieren und aus Exkrementen der in höheren Stufen lebenden Tiere, die in die Tiefe sinken. Somit fehlen unter den Tiefseetieren, soweit sie nicht in regelmäßigem Wechsel in die durchleuchtete Stufe wandern, Pflanzenfresser vollkommen; nur Detritusfresser und Räuber kommen in den dunklen Tiefen vor. Die Nahrung fällt wie ein Regen in die Tiefe, je nach der Bevölkerungsdichte der oberen Stufe mehr oder weniger reichlich. Die Sinkgeschwindigkeit der Nahrung ist nicht groß. Eine Salpe von 5 cm Länge sinkt in 20 Sekunden 40 cm; sie würde, ohne Beschleunigung oder Verzögerung, eine Tiefe von 4000 m in 2 Tagen 7 Stunden erreichen. Bei der nach der Tiefe beständig abnehmenden Temperatur tritt eine Zersetzung in dieser Zeit nicht ein. In Küstennähe ist dieser Nahrungsregen im allgemeinen dichter, da das neritische Pelagial

reicher an Lebewesen ist und dazu vom Lande her durch die Flüsse und zum Teil auch durch den Wind organische Stoffe ins Meer getragen werden. Das dürfte der Grund dafür sein, warum hier auch die dunklen Tiefen sowohl im Benthal wie im Pelagial im allgemeinen dichter bevölkert sind als unter dem offenen Meer. Diese Tatsache ergibt sich aus der Analyse der Dredschzüge des „Challenger", die in ähnlichen Tiefen nahe an Festlandsküsten sowohl nach Arten- wie nach Stückzahl reichere Ausbeute lieferten als fern von der Küste; die gleiche Beobachtung machte z. B. Alcock[16]) in den indischen Meeren. Auf dem Wege in die Tiefe findet dieser Nahrungsregen beständig Zehrer: Siphonophoren, Ostracoden, Copepoden, Pteropoden, Salpen, Pyrosomen, Appendicularien, Fische; er nimmt also immer mehr ab, und je tiefer ein Meeresteil ist, um so geringer wird, unter sonst gleichen Bedingungen, die dorthin gelangende Nahrungsmenge sein. Da dürfte eine der Ursachen liegen für die Abnahme der Wohndichte mit zunehmender Tiefe.

Was nicht unterwegs von pelagischen Tieren weggeschnappt wird, lagert sich auf dem Boden ab. Die oberflächlichen Lagen des Meeresbodens, besonders in mäßigen Tiefen, sind daher Nahrungsspeicher; sie sammeln eine Menge Nahrung auf für benthonische Detritusfresser. Je tiefer aber das Meer ist, um so nahrungsärmer ist auch der Bodenschlamm.

Dieser nährstoffreiche Schlamm am Meeresboden bildet nun die Nahrung für eine große Zahl der benthonischen Tiere der Tiefsee. Auf ihm leben zahlreiche Arten der Foraminiferen. Viele Stachelhäuter üben ja auch schon in der durchleuchteten Stufe diese Art der Nahrungsbeschaffung; ihnen fällt daher die Anpassung an das Leben in den dunklen Tiefen besonders leicht und so sind sie, besonders die Holothurien, zweifellos die häufigsten Tiefseetiere[17]). Auch von den Schnecken gehen viele zur Schlammkost über, z. B. Trochiden; in Anpassung daran ist ihr Darm verlängert, die Kauapparate (Kiefer und Radulazähne) sind verkleinert und der Enddarm ist zu einer freien Röhre ausgezogen, zum Fortschaffen der Exkremente aus dem Fraßbereich. Auch die Pleurotomiden haben im Abyssal ihre räuberische Lebensweise aufgegeben[18]). Von den Krebsen gehören Flohkrebse und Asseln ebenfalls von vornherein zu den Schlammfressern und gedeihen gut in der Tiefsee. Zu den Detritusfressern des lichtlosen Benthals gehören auch Hydroidpolypen, Schwämme, Muscheln, Röhrenwürmer und Rankenfüßer; aber sie fressen nicht den Schlamm, sondern strudeln wie manche pelagischen Detritusfresser den noch schwebenden Detritus heran.

Von den räuberisch lebenden Tiefseebewohnern ist wenig Besonderes zu sagen. Manche Fische zeichnen sich durch außerordentlich weites Maul und gewaltige Bezahnung aus, wie sie bei Oberflächenformen kaum gefunden werden; ihr dehnbarer Magen enthält zuweilen Beutestücke, die sie selbst an Größe übertreffen, und ist dann bruchsackartig vorgewölbt (*Melanocetus*, *Saccopharynx*, *Eupharynx*); das spricht für ihre Geschicklichkeit und Kraft. Im allgemeinen aber zeigen die Raubtiere in den dunklen Tiefen keine auffälligen Besonderheiten, und

es dürfte zu viel behauptet sein, wollte man sagen, daß ihre Jagdvorrichtungen infolge des verschärften Wettbewerbes wesentlich vervollkommnet seien.

Im allgemeinen sind die Tiefentiere klein, im Vergleich mit ihren Verwandten an der Oberfläche. Die Muscheln und Schnecken sind oft winzig; selten erreichen sie mittlere Ausmaße. Die Fische sind von verhältnismäßig geringer Körperlänge; *Chimaera* mit einer Länge bis zu 1 m gehört zu den großen; der Hai *Scapanorhynchus* mit mehreren Metern Länge bildet eine Ausnahme. Der Grund dafür dürfte in der Spärlichkeit der Nahrung liegen, der allerdings auch ein infolge der niederen Temperatur herabgesetzter Umsatz entspricht. Um so auffälliger ist demgegenüber die schon (S. 165f.) erwähnte Tatsache, daß gerade in größeren Tiefen nicht selten (relativer) Riesenwuchs vorkommt: manche Arten von eurybathen Tiefseetieren übertreffen ihre Artgenossen im flachen Wasser an Größe. Lange Dauer des Wachstums infolge verzögerter Geschlechtsreife ist schon oben als mutmaßlicher Grund dafür angegeben worden.

Als Anpassung der Tiefseetiere an den Mangel an Sonnenlicht ist in erster Linie das Leuchten zu betrachten. Lichterzeugung ist durchaus nicht etwa auf die Meerestiere der dunklen Tiefen beschränkt. Es ist allbekannt, daß pelagische Oberflächentiere so intensives Licht erzeugen, daß dadurch das Meerleuchten zustande kommt, und zwar sind das Angehörige der verschiedensten Tiergruppen: Protozoën (*Noctiluca*, in den Tropen *Pyrocystis*), Nesseltiere (Quallen der Gattungen *Pelagia* und *Cyanea*), Rippenquallen (*Beroë*, *Cestus*), Krebstiere (Copepoden), Schnecken (*Phyllirhoë*) und Manteltiere (*Pyrosoma*). Andererseits kommt bei Tieren, die im Dunkeln leben, keineswegs immer Lichterzeugung vor; wir kennen kein leuchtendes Höhlentier, obgleich es ja unter den Luftbewohnern Fälle von Leuchten gibt (ein Regenwurm, ein Tausendfuß *Geophilus*, Leuchtkäfer). Wohl aber kann man sagen, daß das Leuchten bei den Tieren der dunklen Meerestiefen besonders häufig ist.

Bei den Bodentieren des Litorals findet Lichterzeugung nur ausnahmsweise statt, wie bei der Bohrmuschel *Pholas*. Dagegen wimmelt es im lichtlosen Benthal von Leuchttieren. Die größte Anzahl stellen die Nesseltiere aus der Ordnung der Alcyonarien: die Korkpolypen (Alcyoniden), Seefedern (Pennatuliden, z. B. *Pennatula*, *Umbellula*, *Virgularia*) und Rindenkorallen (Gorgoniden); von Stachelhäutern leuchten die Seesterne *Brisinga* und *Freyella*, von Ringelwürmern *Chaetopterus* und *Polynoë*. Alle diese verbreiten meist ununterbrochen ein diffuses Licht, dessen Farbenpracht und Helligkeit das Entzücken der Beobachter hervorruft. Der Marquis de Folin[19]) schildert seine Eindrücke bei nächtlichen Dredschzügen von den Expeditionen des „Travailleur“ und „Talisman“ mit begeisterten Worten: „Wie groß war das Erstaunen, als man aus dem Netz eine große Anzahl Gorgoniden von strauchartigem Aussehen hervorholen konnte und diese Lichtblitze aussandten, vor denen die 20 Fackeln verblaßten, die die Untersuchungen beleuchteten, und die sozusagen aufgehört hatten zu leuchten, sobald sich die Polypen

in ihrer Nähe befanden." „Von allen Spitzen der Hauptstämme und der Zweige des Polypen gingen strahlenweise Feuerbüschel aus, deren Glanz abnahm, dann stärker wurde, um vom Violett zum Purpur, vom Rot zum Orange, vom Bläulich zu verschiedenen Tönen des Grün, zuweilen zum Weiß glühenden Eisens überzugehen. Indessen war die vorherrschende Farbe deutlich die grüne; die anderen traten nur blitzartig auf und verschmolzen schnell mit ihr." Bei allen diesen Tieren ist, wie bei den nahe der Oberfläche lebenden Erzeugern des Meerleuchtens, das Leuchten nicht an besonders lokalisierte Organe gebunden, sondern diffus über kleinere oder größere Strecken des Körpers verbreitet.

Noch häufiger ist die Fähigkeit, zu leuchten, bei den pelagischen Tieren der dunklen Tiefen. So besitzen nicht weniger als 44 % aller Fische, die aus Tiefen von mehr als 900 m stammen, Leuchtvermögen [20]. Zwar kommt auch da diffuses Leuchten vor, wie bei den Macruriden, von deren Hautdrüsen leuchtende Schleimmassen abgeschieden werden. Meist aber sind besondere Leuchtorgane vorhanden, die abgeblendet werden können oder unter dem Einfluß der Nervenzentren stehen und nur auf nervöse Reizung Licht ausstrahlen. Der Bau der Leuchtorgane ist bei manchen Formen einfach: Anhäufungen von Drüsenzellen mit leuchtendem Sekret; bei anderen nimmt er an Komplikation zu und erreicht bei drei Gruppen, den Euphausiden unter den Krebsen, den pelagischen Tintenfischen und den Knochenfischen, eine bedeutende Höhe der Entwicklung. Durch konvergente Umbildung ist innerhalb dieser drei Gruppen in unabhängiger Entwicklung eine bemerkenswerte Ähnlichkeit entstanden; hinter den Leuchtzellen (denen ein Ausführungsgang fehlt) ist ein Tapetum als hohlspiegelartiger Reflektor angebracht, der von einer Pigmentschicht überlagert wird, und distal von den Leuchtzellen hat sich, im einzelnen auf sehr verschiedene Weise, eine Linse gebildet (Abb. 67). Ja selbst innerhalb verschiedener Gruppen von Tintenfischen und Fischen läßt sich unabhängige Konvergenz im Aufbau der Leuchtorgane feststellen. Bemerkenswert ist, daß bei den benthonischen Tintenfischen, den Octopoden, Leuchtorgane völlig fehlen, ebenso wie sie auch bei den Fischen des Flachwassers vermißt werden. In der Ordnung der Iniomi (Laternenfische) haben die in der Tiefsee lebenden Arten Leuchtflecke oder -drüsen, den wenigen Küstenarten fehlen sie (D. S. Jordan). Im übrigen halten sich viele Fische und Tintenfische mit Leuchtorganen gerade in den Grenzschichten vom durchleuchteten zum lichtlosen Pelagial auf.

Wozu mag nun das Leuchten der Tiefseetiere dienen? Für die festsitzenden benthonischen Formen dürfte vor allem die Anlockung der Beute in Betracht kommen. Anders scheint es mit den pelagischen Formen zu sein, die über hochentwickelte Leuchtorgane verfügen. Zwar mag auch hier die Anziehung von Beutetieren in Frage kommen, was man wohl daraus schließen darf, daß die Leuchtorgane häufig in der Umgebung des Mundes stehen. Daneben aber ist es wohl eine wichtige Bedeutung dieser Organe, daß sie, infolge des für die Arten kennzeichnenden Musters der Anordnung, das Erkennen der Art-

genossen und damit das Finden der Geschlechter und das Zusammenhalten gesellig lebender Formen vermitteln. Dadurch findet der von Art zu Art so überaus große Wechsel in der Anordnung dieser Organe und in der Färbung des ausgestrahlten Lichtes eine einleuchtende Erklärung: sie setzen die „Flaggen“ der einzelnen Arten zusammen.

Die vom Sonnenlicht nicht erreichten Tiefen des Meeres sind also nicht lichtlos. Tausende und aber Tausende leuchtender Tiere

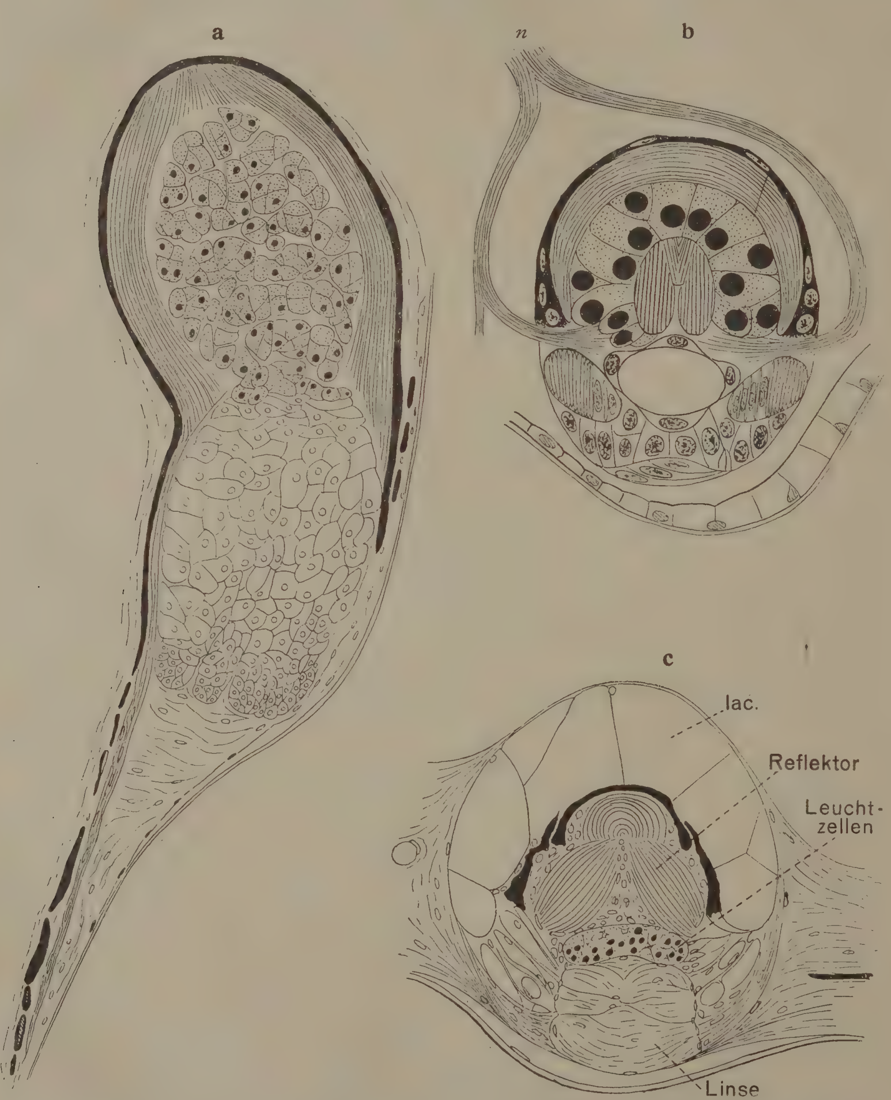


Abb. 67. Leuchtorgane von Tiefseetieren: a) von einem Fisch *(Argyropelecus affinis)*, b) von einem Spaltfußkrebs (Schizopoden) *(Nematoscelis mantis)*, c) von einem Tintenfisch *(Abraliopsis morisii)*. Überall Leuchtzellen (punktiert), dahinter ein Reflektor (gestrichelt) mit Pigmentunterlage (schwarz), vor den Leuchtzellen eine verschieden gebaute Linse (bei a zellig, bei b homogen, bei c fribrillär; bei b ein zuführender Nerv *n*. a nach A. Brauer, b und c nach C. Chun.

bilden die Fackeln, die die Finsternis der abyssischen Tiefen erhellen, indem die einen beständig leuchten, die anderen, dem Bedürfnis des Tieres entsprechend, von Zeit zu Zeit grelle Lichtblitze aussenden. Diese Beleuchtung ist aber nicht gleichmäßig verteilt; in der Wüste der Finsternis finden sich Oasen des Lichts, dort wo die Wälder von Gorgonien, die Wiesen von Alcyonien stehen. Das Licht ist zwar, im Vergleich zur Sonnenbeleuchtung im Luftozean, nur matt, und sein Glanz reicht im Wasser nicht weit; aber es bietet doch Zeichen, nach denen sich die Tiere mit Hilfe ihrer Augen richten können. Ja Alcock[21]) berichtet von einem Einsiedlerkrebs, der in den leuchtenden Aktinien, die seinem Schneckenhause aufsitzen, seine Laternen mit sich trägt. So erklärt es sich, daß hier, in den Tiefen des Weltmeeres, nicht eine allgemeine Verkümmerung der Sehorgane eingetreten ist, wie man sie bei Höhlentieren der verschiedensten Gruppen beobachten kann.

Zwar gibt es auch in der Tiefsee augenlose Tiere; aber ihre Zahl ist unter den pelagisch lebenden gering. In der Reihe der benthonischen Tiefenbewohner sind die augenlosen nicht selten, wie ja auch im durchleuchteten Benthal Formen, die in Sand und Schlamm wühlen, wie Gammariden, Ringelwürmer u. dgl., häufig der Augen ganz entbehren oder sie stark rückgebildet haben, während ihre im Licht lebenden Verwandten Sehorgane besitzen. Die verschiedenen Gruppen sind nicht in gleicher Weise zur Rückbildung der Augen geneigt. Die Kammuscheln (*Pecten*) der Tiefsee sind augenlos, ebenso die Feilenmuscheln (*Eulima*) und die Schnecken der Gattung *Fusus*. Unter den benthonischen Krebsen ist die Rückbildung der Augen weit verbreitet, besonders bei den Asseln, den Schizopoden und manchen lang- und kurzschwänzigen Zehnfüßern; sie besteht in Verminderung der Facettenglieder und zunehmendem Schwund des Pigments. Doflein[22]) fand bei keiner einzigen Krabbenform aus einiger Tiefe so zahlreiche Facettenglieder wie bei den typischen litoralen Tagformen, und in der Ausbeute des „Investigator" fand Alcock 20 % der höheren Krebsformen aus größerer Tiefe mit pigmentlosen oder rückgebildeten Augen. Ja man kann bei einigen Krabben innerhalb derselben Art eine zunehmende Entartung der Augen mit zunehmender Tiefe feststellen[22]). 23)
Bei Fischen und Tintenfischen dagegen ist völlige Rückbildung der Augen sehr selten. Nur 1 augenloser Tintenfisch ist bekannt, *Cirrothauma murrayi* (Abb. 56), aus 1500 m Tiefe. Die Fänge des „Michael Sars" im Atlantik förderten nur drei Arten Blindfische zutage, und bei

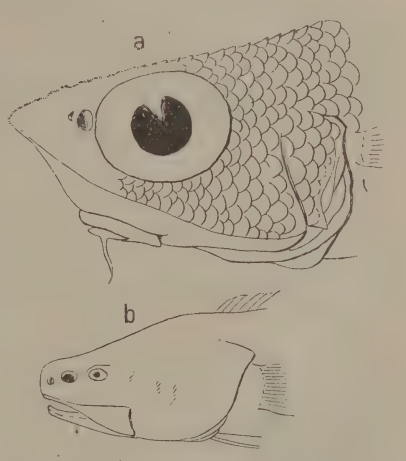


Abb. 68. a) *Macrurus fasciatus* aus 250 m Tiefe. b) *Bathyonus taenia* aus 4500 m Tiefe. Nach A. Günther.

einigen weiteren Fischarten ist die Größe der Augen sehr reduziert (Abb. 68 b und 72).

Dagegen sind bei manchen Krebsen und Fischen aus größeren Tiefen die Augen besonders groß, viel größer als bei ihren in der durchleuchteten Stufe lebenden Verwandten. Das trifft sich vorwiegend bei solchen Arten, die nahe der oberen Grenze der lichtlosen Stufe des Meeres leben (Abb. 68 a). Sie verhalten sich darin wie Dämmerungs- und Nachttiere unter den Luftwirbeltieren, bei denen die Augen ebenfalls riesig vergrößert sein können, wie Geckonen, Eulen oder Gespenstermaki (*Tarsius spectrum*). Im Benthal haben eine Anzahl zehnfüßiger Krebse, sowohl Langschwänzer wie Einsiedler und Krabben (Macrura, Anomura, Brachyura), diese Besonderheit (Abb. 69 d)[23]. Im Pelagial gilt es unter den Krebsen für viele Amphipoden (Hyperinen, Abb. 69 a), Schizopoden (*Arachnomysis* u. a., Abb. 69 b) und Sergestiden[24]); sie besitzen, was man bei keinem ihrer benthonischen Verwandten findet, eine Teilung des Auges in ein dorsal gerichtetes Frontauge mit wenig divergierenden langen Facettengliedern und ein Seitenauge mit stark divergierenden kürzeren Facettengliedern (Abb. 69 c). Auch zahlreiche Fische aus dem Grenzgebiet der Finsternis haben solche vergrößerte Augen, z. B. *Brama longipinnis, Aphanopus carbo, Regalecus*. Den *Macrurus*-Arten der „Challenger"-Ausbeute kann man es geradezu an den Augen ablesen, aus welchen Tiefen sie stammen; die mit den größten Augen leben in den obersten Schichten der lichtlosen Tiefe (Abb. 68 a), die mit kleineren Augen gehören bedeutenderen Tiefen an. Auch bei einigen pelagischen Tintenfischen, z. B. *Chirotheutis* und *Pterygiotheutis*, finden sich riesige Augen; doch ist bei ihnen die Tiefenverbreitung nicht so genau bekannt, daß sie mit der Ausbildung des Auges in Zusammenhang gebracht werden könnte.

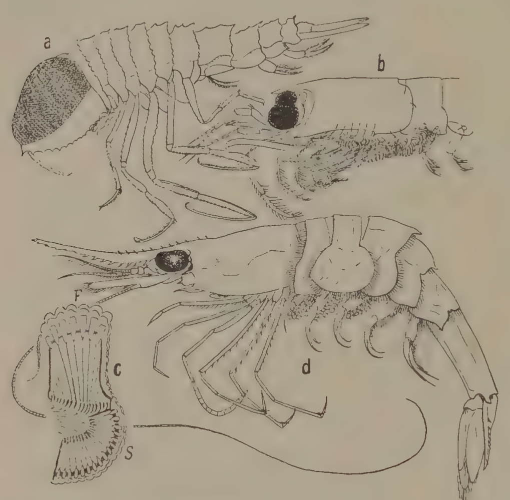
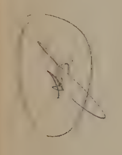


Abb. 69. Tiefseekrebse mit vergrößerten Augen. a) *Cyrtisoma spinosum* (Hyperine); b) *Thysanoessa gregaria* (Euphausiide); c) Auge einer Euphausiide (*Stylocheiron mastigophorum*) im Medianschnitt: *F* Frontauge, *S* Seitenauge; d) *Pandalus magnoculus* (Caridide). a, b, d aus Challenger Report, c nach C. Chun.



Die Vergrößerung der Augen ist insofern eine Anpassung an geringe Lichtmengen, als dadurch die lichteinlassende Oberfläche der Linse vergrößert wird und somit von einem Lichtpunkt ein umfangreicheres Strahlenbündel auf dem zugeordneten Netzhautpunkt zur Vereinigung gelangt, das Bild im Auge also lichtstärker wird. Der gleiche Erfolg kann auch durch Vergrößerung der Linse allein ohne

gleichzeitige Vergrößerung des ganzen Auges erreicht werden, in dem sog. Teleskopauge. Dieses bildet gleichsam nur einen axialen zylindrischen Ausschnitt des kugligen, allseitig vergrößerten Auges und erscheint daher in der Achsenrichtung verlängert (Abb. 70); hier wird reichlicher Lichtzutritt gewährt, ohne daß dabei eine so gewaltige Vergrößerung des Auges nach allen Richtungen erfolgen müßte. Solche Teleskopaugen finden sich dementsprechend nur bei Fischen von geringer Größe[25]); der größte davon, *Gigantura chuni* (Abb. 71 b), mißt 11,8 cm, die meisten sind viel kleiner. Diese Augenform hat sich bei Fischen aus fünf verschiedenen Ordnungen und acht Unterordnungen durch konvergente Umbildung in gegenseitiger Unabhängigkeit ausgebildet (Abb. 71). Auch bei einem Tintenfisch der Tiefsee sind solche Teleskopaugen gefunden worden (Chun[25]). Die Ähnlichkeit der vergrößerten sog. Frontaugen bei pelagischen Tiefseekrebsen mit den Teleskopaugen ist nur eine äußerliche; immerhin handelt es sich aber auch da um Vergrößerung der lichteinlassenden Oberfläche. —

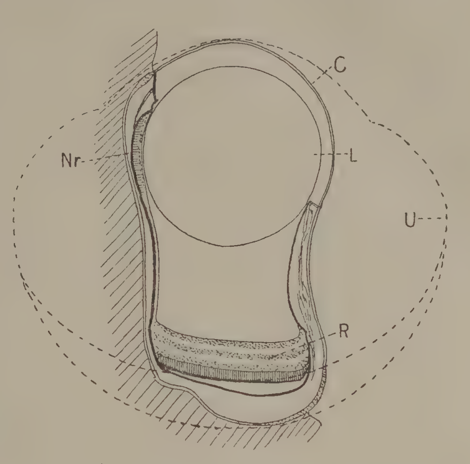


Abb. 70. Teleskopauge des Tiefseefisches *Argyropelecus* im Medianschnitt, mit übergezeichnetem Umriß *U* eines normalen Auges. *C* Cornea, *L* Linse, *R* Retina, *Nr* Nebenretina. Nach A. Brauer (und V. Franz) aus Handwörterb. d. Naturwiss.

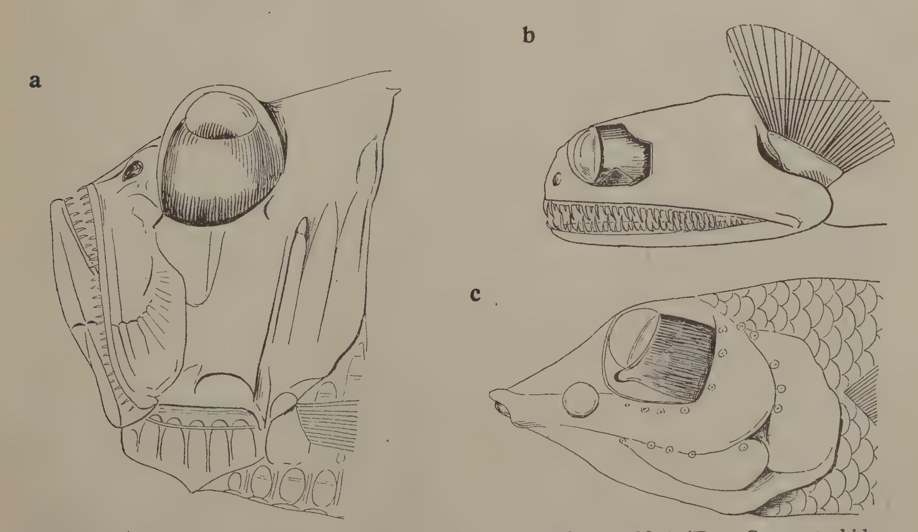


Abb. 71. Teleskopaugen von Tiefseefischen: a) *Argyropelecus affinis* (Fam. Sternoptychidae; Körperlänge 4,5 cm, Augenachse 0,68 cm), b) *Gigantura chuni* (Fam. Giganturidae; Körperlänge 11,8 cm, Augenachse 0,9 cm), c) *Winteria telescopa* (Fam. Salmonidae; Körperlänge 11,25 cm, Augenachse 1,4 cm). Nach A. Brauer.

Eine Anpassung an die geringe Lichtmenge des Abyssals ist es auch, wenn sich in der Netzhaut der Tiefseefische aller Gruppen nur die lichtempfindlicheren Stäbchen finden, während die Zapfen fehlen [26]).

In Korrelation zur Rückbildung der Augen, ja selbst bei gut ausgebildeten Augen im Zusammenhang mit der beschränkten Orientierungsmöglichkeit im Dämmerlicht besitzen viele Tiefseekrebse und -fische Witterungs- und Tastorgane von ungewöhnlich starker Ausbildung im Vergleich mit den Bewohnern der durchleuchteten Stufe. *Sergestes magnificus* (800—1200 m Tiefe) hat Antennen von drei Körperlängen, die mit großen Augen ausgerüsteten *Arachnomysis* und *Stylocheiron* solche von vier Körperlängen; bei der Assel *Munnopsis longicornis* (600—800 m Tiefe) messen die Antennen mehr als acht, bei den Garnelen *Aristaeus* und *Aristaeopsis* sogar 10—12 Körperlängen. Bei zahlreichen Fischen (z. B. *Halophrys*, *Bathypterois* [Abb. 72], *Bathygadus*)



Abb. 72. *Bathypterois longicauda* aus 4600 m Tiefe (Südpazifik). Nat. Gr. Nach A. Günther.

sind einzelne Strahlen der verschiedenen Flossen zu Tastorganen umgebildet und oft über Körperlänge ausgezogen. Auch eine hohe Ausbildung des Seitenkanalsystems ist bei vielen Tiefseefischen ein auffälliges Kennzeichen. Solche gesteigerte Entwicklung von Riech- und Tastorganen ist ja auch von Höhlentieren bekannt (Kap. XXVII).

Durch die Lichtverhältnisse im Wasser wird auch die Färbung der Meerestiere bedingt und zeigt dementsprechend eine gewisse Gleichmäßigkeit innerhalb der einzelnen Tiefenstufen [27]).

Die Tiere des durchleuchteten Meeres haben im Benthal und Pelagial Schutzfärbungen mannigfacher Art. Für die benthonischen Tiere wurde das schon (S. 209) besprochen; die Schutzfärbungen sind dort überaus wechselnd, entsprechend den wechselnden Farben und Formen des Untergrundes. Viel gleichmäßiger sind die Färbungen der pelagischen Tiere in der durchleuchteten Stufe. Diese sind, soweit sie treibende Planktonten sind, überwiegend durchsichtig, was durch den Wasserreichtum ihrer Gewebe befördert wird, und sind so den Blicken ihrer Verfolger entzogen. Im übrigen ist Blau bei ihnen die vorherrschende Farbe. Diese findet sich bei den Siphonophoren *Porpita* und *Velella*, sie ziert den Schirmrand der Meduse *Rhizostoma*, sie kommt vielen Krebstieren (z. B. den Copepoden *Anomalocera* und *Pontella*, dem Dekapoden *Virbius*) und den Schnecken *Glaucus* (Abb. 53 a) und *Janthina* zu. Die Rückenseite pelagischer Jungfische (*Mullus*) und erwachsener

Fische wie Sardine, Makrele, *Scomberesox* und der fliegenden Fische ist blau. Der dunkelbraune Rücken des Herings ist von der Oberfläche aus nicht zu sehen; nur die Lichtblitze, die bei Bewegungen der Tiere von den silberigen Flanken zurückgestrahlt werden, machen den Fisch bemerkbar. In lichtschwächeren Tiefen der oberen Stufe finden sich vorwiegend silberige Fische.

In größeren Tiefen aber, wo das Licht fehlt, wo auch im Benthal nicht durch Pflanzen und Felsgrund Abwechselung geschafft wird, sondern ein einförmiger Schlamm den Boden bedeckt, sind die Färbungen viel einheitlicher. Da zeigt sich eine entschiedene Herrschaft der roten Farbe in allen Tönen, daneben dunkle Farben wie Braun, Dunkelviolett und Schwarz. Das Fehlen roter Strahlen schon in Tiefen von 50 m läßt das Rot wie Schwarz erscheinen, wie das auch Fol bei seinen Tauchversuchen im Mittelmeer feststellte. Rot ist die Schutzfarbe der Tiefsee. Einige Foraminiferen aus 3000 m Tiefe fallen durch ihre dunkelrotviolette bis fast ganz schwarze Farbe auf (Rhumbler). Im Benthal treffen wir rote Hydroidpolypen, z. B. den Riesen seiner Sippe, *Branchiocerianthus imperator*, hochrote Aktinien, intensiv rote Alcyonaceen gegenüber den zart gelb, grün oder braun gefärbten des Litorals[28]); die Seesterne der Tiefsee sind glänzend lachsrot, orange, terracotta und hochrot gefärbt; rote Tintenfische (Octopoden) sind nicht selten, rote Krebse häufig. Dagegen sind die Schalen der Schnecken und Muscheln meist gar nicht oder nur blaß gefärbt. Auch im lichtlosen Pelagial spielen rote Farbtöne neben braunen, violetten und schwarzen eine große Rolle. Die Hydromedusen *Crossota brunnea* und *Agliscra ignea*, die Scyphomedusen *Atolla* und *Periphylla* sind in solchen Tönen intensiv gefärbt, *Atolla* mit zunehmender Tiefe dunkler, im Gegensatz zu ihren glashellen Verwandten in der durchleuchteten Stufe; die bathypelagischen Larven der Siphonophore *Velella*, die Tiefseenemertinen (*Pelagonemertes*), manche Pfeilwürmer und eine Anzahl pelagischer Tintenfische sind rot gefärbt; die pelagische Holothurie der Tiefe, *Pelagothuria* (Abb. 57), ist tiefrosa; manche Tiefseecopepoden sind dunkelviolett. Vor allem sind fast alle pelagischen zehnfüßigen Krebse in den Tropen von 750 m abwärts, in mittleren Breiten von 500 m, im Polarmeer von 200 m an rein rot. Die Fische der dunklen Region zeichnen sich, im Gegensatz zu den silberglänzenden der schwachdurchleuchteten Stufe, allermeist durch dunkelviolette oder schwarze Farbe aus; so ist *Cyclothone microdon* aus tiefem Wasser schwarz, *C. signata* aber, deren Untergrenze mit der oberen Grenze der vorigen zusammenfällt, hell gefärbt. Rotfärbung ist bei Tiefseefischen selten. Freilich gibt es im abyssalen Pelagial auch einzelne farblose, glashelle Tiere, wie die Krebse *Sergestes magnificus*, *Stylocheiron*, *Pentacheles spinosus*, den Ringelwurm *Tomopteris* (Abb. 53c) und den Fisch *Bathypterois longicauda* (Abb. 72).

In Tiefen schon unterhalb 100 m ist das Wasser meist nur wenig bewegt. Das gestattet für den Bau der Tiefseetiere manche Besonderheiten, die im bewegten Wasser nicht möglich wären. Zarte, schlanke, langgestielte, oder auf langen, stelzenartigen Beinen ungeschickt laufende Formen sind hier nicht selten; die wunderbar feinen zerbrechlichen

Glasschwämme (Hexactinelliden), die auf schwanken Stielen sitzenden Haarsterne (Abb. 63), sonderbar langbeinige Krebse wie *Kaempfferia* brauchen unbewegtes Wasser. Auch Fische mit einem zu langer Spitze ausgezogenen schwächlichen Schwanz wie der Selachier *Chimaera* (Abb. 73) oder die Knochenfische *Gigantura*, die Macruriden (Abb. 74) und Gastrostomiden, ebenso bandförmig flachgedrückte Formen wie der Hai *Chlamydoselachus*, die Knochenfische *Trachypterus*, *Regalecus* u. a. sind in ihrer wenig kräftigen Fortbewegung an das Stillwasser der Tiefe gebunden. Dieses fast völlige Fehlen der Wasserbewegung erlaubt es auch, daß, unter dem Einfluß anderer Ursachen, die Schalen und Skelette bei Tiefseetieren so dünn und zerbrechlich sein können (s. unten).

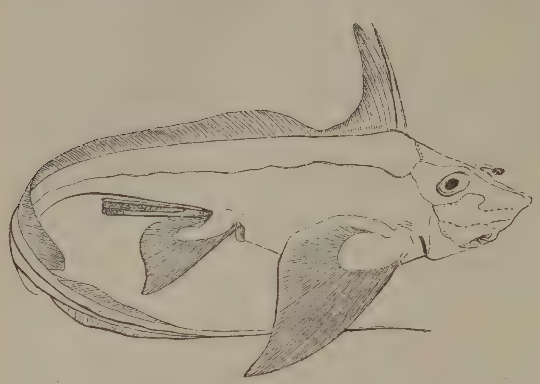


Abb. 73. *Chimaera monstrosa*. Aus J. E. V. Boas, Lehrbuch der Zoologie.

Die stetige Abnahme der Temperatur nach der Tiefe (vgl. S. 160) bewirkt, daß in großen Meerestiefen allgemein sehr niedere Temperaturen herrschen. Wie in den polaren Meeren die Kalkablagerung in den Organismen durch niedere Temperatur so sehr erschwert wird (vgl. S. 178), so auch in der Tiefsee. Man findet daher hier innerhalb von Tiergruppen, die normalerweise ein mit Kalk stark durchsetztes und gefestigtes Skelett besitzen, vielfach Arten, bei denen der Kalk im Skelett spärlich ist oder ganz fehlt. So kommen in Tiefen von mehr als 300 m keine Kalkschwämme mehr vor; unter den Stachelhäutern haben manche Seeigel (Fam. Echinothuridae: *Asthenosoma*, *Phormosoma*) ein lederiges, kalkloses Skelett, bei dem Seestern *Brisinga* ist das Skelett reduziert, und die freischwimmende Tiefseeholothurie *Pelagothuria* enthält keine Kalkkörperchen in der Haut. Manche Cirripedien der Tiefsee von der Gattung *Scalpellum* haben nicht selten eine unvoll-



Abb. 74. *Macrurus rupestris*. Aus E. Hentschel, Grundzüge der Hydrobiologie.

kommen verkalkte Schale; solche stammen alle aus großen Tiefen, überwiegend aus mehr als 1250 m Tiefe; ja sogar bei der gleichen Art, die in höheren Schichten ein normal verkalktes Skelett besitzt, kann in größerer Tiefe die Verkalkung mangelhaft sein: *Scalpellum stearnsi* in 200—450 m mit normaler Schale ist identisch mit *Sc. polymorphum* aus mehr als 400 m mit reduzierter Schale[29]). Die Molluskenschalen aus großer Tiefe sind meist sehr zerbrechlich. Auch bei Fischen der Tiefsee zeigt das Skelett große Weichheit und Schwäche infolge mangelhafter Verkalkung, z. B. bei *Chimaera, Regalecus, Trachypterus,* den *Isosteidae* und vielen anderen. Freilich findet sich solcher Kalkmangel nicht bei allen Tiefseetieren.

Die Einwirkung der niederen Temperatur der Tiefsee auf die Verzögerung der Geschlechtsreife und Verminderung der Fruchtbarkeit und die davon vielleicht ableitbaren Erscheinungen, wie einerseits Riesenwuchs gegenüber verwandten Formen des Warmwassers und andererseits Dotterreichtum der Eier und daher Fortfall der freilebenden Larvenformen wurde schon oben (S. 165 ff.) behandelt.

Die niedere Temperatur der Tiefsee gibt uns auch eine Erklärung dafür, daß manche Arten und Gattungen, die in den polaren Meeren im Flachwasser vorkommen, im Warmwasser niederer Breiten aber hier fehlen, doch in diesen niederen Breiten in großen Meerestiefen gefunden werden; eben erst in solchen Tiefen finden sie hier ihre Lebensbedingungen. Bei vielen Tieren läßt sich der Zusammenhang der polaren Flachwasserform mit der äquatorialen Tiefenform Schritt für Schritt verfolgen. Das gilt z. B. für viele Schnecken und Muscheln des nördlichen Atlantik, die in der Arktis im Litoral bis zu 50 m Tiefe leben und sich an der Ost- wie Westküste südwärts in immer größere Tiefen verfolgen lassen, einerseits bis zu dem Golf von Gascogne, ja zu den Canaren und selbst St. Helena bis in 2000 m Tiefe, andererseits bis zu den Antillen und einzelne bis Pernambuco, im allgemeinen bis 800 m Tiefe[30]). Einige weitere Beispiele seien hier angeführt: den nordischen Seestern *Brisinga* findet man in den Tiefen des Indik; ebenda sind die Schnecken (Pleurotomiden, Trochiden, Naticiden) denen der nordischen Meere ähnlich; ebenso sind Muschelgattungen des polaren Litorals, *Lima, Nucula, Yoldia, Abra,* zugleich Tiefseebewohner wärmerer Meere; das gleiche gilt für zehnfüßige Krebse[31]): typisch nordische Gattungen von Garnelen (*Crangon, Pandalus, Pasiphaea*), von Krabben (*Homola, Latreillia, Maja*), von Anomuren (*Lithodes*) bewohnen in niederen Breiten die Tiefsee; die Gattungen der Tiefseegarnelen *Hymenodora* und *Pontophilus* haben wenigstens eine oder einige Arten im arktischen Ozean nahe der Oberfläche. Unter den Fischen bieten besonders die Selachier Beispiele dafür; die Squalinen, im allgemeinen abyssale Formen, kommen in polaren Meeren im Flachwasser vor; ebenso wird *Centroscyllium* in polaren Gebieten oberflächlicher angetroffen als im äquatorialen[32]). Bei weitem der größte Teil der Tiefseefische tritt freilich nicht in polare Gebiete ein[33]). Im ganzen ist daher der Unterschied zwischen litoraler und abyssaler Tierwelt in warmen Meeren größer als in kalten.

Mehr als alle anderen Abschnitte des Meeres zeigt die Tiefsee Einförmigkeit der Bedingungen. Das, was in der durchleuchteten Stufe des Meeres Unterschiede bedingt, fällt hier fort: Verschiedenheiten und Schwankungen der Temperatur, Wasserbewegung, verschiedene Lichtmenge, dazu im Benthal Verschiedenheit des Untergrundes. In den größeren Tiefen ist das Wasser gleichmäßig kalt, wenig bewegt, ohne Sonnenlicht, der Boden überall mit feinem weichen, nur in seiner Zusammensetzung verschiedenen Schlamm bedeckt. Dazu ist der Boden im allgemeinen auf weite Strecken hin gleichförmig, eben, ohne Abgründe, Spalten u. dgl.; denn die modellierenden Kräfte des bewegten Wassers fehlen hier. Daher sind die Schranken, die der Ausbreitung der Tiere hindernd entgegenstehen, hier viel geringer. So kommt es, daß sehr viele Tiere des Abyssals eine außerordentlich weite Verbreitung haben, so daß man früher sogar annehmen konnte, die Tiefseefauna sei überhaupt einheitlich, ohne größere örtliche Unterschiede. Die beständig zunehmende Kenntnis der Lebewelt der lichtlosen Meerestiefen hat diese Auffassung zwar widerlegt. Immerhin aber sind die faunistischen Unterschiede im lichtlosen Benthal und Pelagial viel geringer als die im Litoral, selbst geringer als die im durchleuchteten Pelagial, und von einer durchgreifenden regionalen Gliederung der Tiefenfauna kann bei den vielen, durch Atlantik, Indik, Pazifik und Antarktik gleichmäßig verteilten Medusen, Sagitten, Krebstieren, Tintenfischen und Fischen keine Rede sein. Vorwiegend sind es allerdings bathypelagische Formen, bei denen eine so weite Verbreitung nachgewiesen ist; aber auch benthonische fehlen nicht. Die Quallen *Atolla* und *Periphylla* sind aus allen Meeren bekannt; zahlreiche Seeigel aus großen Tiefen sind dem Atlantik und Indopazifik gemeinsam[34]); den bathypelagischen Muschelkrebs *Gigantocypris* kennt man aus Atlantik und Indik; Ortmann[35]) zählt 49 Arten weltweit verbreiteter Dekapodenkrebse der Tiefe auf, die teils benthonisch, teils pelagisch sind; eine Anzahl abyssischer Muscheln hat sehr weite Verbreitung (z. B. *Silenia sarsii*, *Semele profunda*); die Tintenfische *Callitheutis reversa*, *Mastigotheutis flammea*, *Toxeuma belone* u. a. kennt man aus Atlantik und Indik, *Spirula* aus allen drei Ozeanen. Von 130 Gattungen bathypelagischer Fische sind ein Viertel aus drei und ein weiteres Viertel aus zwei Ozeanen nachgewiesen; aber auch die Arten kommen zum Teil in allen Weltmeeren vor, so *Chimaera monstrosa* oder *Cyclothone microdon*; aus Indik und Atlantik kennt man *Malacosteus indicus*, *Cyema atrum*, *Melanocetus krechi* u. a. Dabei ist zu bedenken, daß unsere Kenntnis der Tiefseefauna für weite Meeresgebiete einstweilen nur erst aus Stichproben besteht und sich durch weitere Forschung die Zahl der weitverbreiteten Formen immer noch mehren wird.

Immerhin aber finden sich in der Tiefsee, trotz der Gleichmäßigkeit der Bedingungen, doch engere faunistische Gemeinschaften, die oft zwischen nicht zu fernen Gebieten Unterschiede bedingen, selbst wenn keine Schranken vorhanden sind. Von 272 Arten, die der „Challenger" im Kerguelengebiet aus über 2300 m Tiefe fing, waren 60% nur von hier bekannt, und von 523 Arten, die südlich vom

Wendekreis des Steinbocks aus Tiefen von mehr als 1800 m gedredscht wurden, waren nur 36 % schon anderswo gefunden[36]). Der Sunda-Archipel einerseits, der Golf von Bengalen und das Meer von Oman andererseits haben in großen Tiefen zwei verschiedene Holothurienfaunen mit nur wenigen gemeinsamen Arten, wenn auch zwischen Familien und Gattungen weitgehende Übereinstimmung herrscht[37]); ähnliches gilt für die Schlangensterne in der Tiefsee des Indik. Die nordatlantischen (21 Arten) und westafrikanischen (28 Arten) Seeigel aus großen Tiefen stimmen nur in 10 Arten überein; im Ost- und Westatlantik kommen zusammen 74 Arten Seeigel in der lichtlosen Stufe vor, aber nur 24 sind beiden Meeresteilen gemeinsam[38]). Ähnliches gilt für die zehnfüßigen Krebse im nördlichen und subtropischen Atlantik[38]). Während die meisten Arten des Tiefseefisches *Cyclothone* allgemein subtropisch sind, hat man *C. livida* nur an der westafrikanischen Küste gefangen, hier aber sehr häufig.

Also auch in der Tiefsee findet lokale Artbildung statt. Sie wird dort noch befördert, wo sich gewaltige Schranken finden, die für viele Tiere unübersteigbar sind. Eine solche ist in der rücken- oder gratartigen Erhebung gegeben, die sich zwischen die Tiefen des norwegischen Meeres und des Atlantik einschiebt, dem Faröe-Island-Rücken und seiner Fortsetzung in der Richtung auf die Nordostspitze von Schottland, dem Wyville-Thomson-Rücken. Die Wirkung des letzteren ist um so auffälliger, als er sich als schmaler Grat, dessen tiefste Stelle 556 m unter dem Meeresspiegel liegt, zwischen Tiefen von mehr als 1000 m einschiebt. Nördlich von diesem Grat nimmt die Temperatur nach der Tiefe viel schneller ab als auf der atlantischen Seite (Abb. 14). Daher herrscht nördlich, in der Tiefe des Faröe-Shetland-Kanals, bei 1100 m Tiefe eine Temperatur von — 0,41°, in gleicher Tiefe kaum 1 Grad weiter südlich + 8,07°. An der tiefsten Stelle des Grats ist die Temperatur + 7,5; für stenotherme Kältetiere ist daher dieser Paß nicht überschreitbar. Durch diese Schranke wird die Gesamtheit der atlantischen Tiefenfauna vom norwegischen Meere ausgeschlossen; nur in den oberen Schichten kann ein Austausch erfolgen. Murray zählt beiderseits dieser Schranke 385 Tierarten, von denen nur 48 (12 %) dem wärmeren Atlantik mit dem kalten Nordmeer gemeinsam sind. Keine Fischart aus den Tiefen des Atlantik findet sich im Nordmeer. Die Gattungen *Cyclothone* und *Macrurus*, die dort eine große Rolle spielen, fehlen hier ganz; dagegen herrscht im norwegischen Meer die mit unserer Aalmutter (*Zoarces*) verwandte Gattung *Lycodes* im tiefen Wasser vor, die im Atlantik durch wenige besondere Arten vertreten ist. Dicht südlich vom Rücken fängt man Tierarten, denen man südlich der Canarischen Inseln begegnet; wenige Kilometer nördlich kommen Formen vor, die bis Spitzbergen und selbst weiter nordwärts reichen[39]). Ähnliche Unterschiede zeigt auch die benthonische Fauna zu beiden Seiten des Rückens.

Wenn nun auch in der Tiefsee viele Tierarten vorkommen, die, eurybath, auch in den durchleuchteten Meeresschichten gefunden werden, wenn auch die Eigenart, die viele Bewohner als Folge besonderer

Anpassungen zeigen, durchaus nicht allgemein ist, wenn also von einem besonderen Gepräge der Tiefseefauna nur mit Vorbehalt gesprochen werden darf, so ist doch, abgesehen von dem viel geringeren Formenreichtum, die gesamte Zusammensetzung der abyssischen Tierwelt nach dem Zahlenverhältnis der hier vertretenen Arten und Gruppen so anders als bei der Fauna des durchleuchteten Meeres, daß auch dadurch ein eigenartiger Zug bedingt wird. Ein kurzer Überblick über die Tiefseebewohner zeigt das deutlich. In der Reihe der Radiolarien überwiegen Nassellarien und Phaeodarien mit zunehmender Tiefe über Spumellarien und Acantharien; die Familie der Challengeriden kommt nur in den lichtlosen Tiefen des Pelagials vor. Foraminiferen sind im abyssischen Benthal häufig, besonders Formen mit sandigem und imperforatem Gehäuse; im Globigerinenschlamm überwiegen allerdings der Zahl nach bei weitem die Gehäuse der verhältnismäßig wenigen pelagischen Arten der Oberfläche, die nach dem Absterben in die Tiefe sinken. Von Nesseltieren kommen Hydrozoen in der Tiefe nur spärlich vor, sowohl die benthonischen Polypen wie die pelagischen Hydromedusen. Die Steinkorallen des tiefen Wassers sind von den Riffkorallen durchaus verschieden, sie sind überwiegend einfach, nur selten kolonienbildend. Festsitzende Alcyonarien wie *Mopsea* und *Primnoa* sind nicht selten; gewisse Seefedern (*Umbellula*) gehen in große Tiefen. Die Schwammfauna der Tiefsee enthält fast nur Kieselschwämme, und von diesen sind die Glasschwämme (Hexactinelliden) nahezu auf die dunkle Tiefe beschränkt. Strudelwürmer scheinen zu fehlen. Von Schnurwürmern (Nemertinen) brachte die Challenger-Expedition nur sechs benthonische Arten mit; dagegen leben im freien Wasser der Tiefe eine ganze Reihe von Gattungen und Arten der Familie der Pelagonemertinen, die an tiefere Wasserschichten gebunden ist[40]). Die Zahl der Ringelwürmer ist unverhältnismäßig geringer als im flachen Wasser, und die Mehrzahl der Tiefseeanneliden sind Röhrenwürmer und als solche Detritusfresser; Raubanneliden sind spärlich. Auch die Gephyreen der Tiefe sind vorwiegend Röhrenbewohner (*Phascolion*, *Phascolosoma*). Von Krebstieren sind die Rankenfüßer in großen Tiefen in der Hauptsache durch die beiden Gattungen *Verruca* und *Scalpellum* vertreten, die dort ihre Hauptentwicklung finden, ohne im durchleuchteten Benthal ganz zu fehlen; Asseln und Flohkrebse (Isopoden und Amphipoden) sind verhältnismäßig artenreich; Heuschreckenkrebse (Stomatopoden) scheinen ganz zu fehlen. Von zehnfüßigen Krebsen sind zahlreiche Tiefseeformen bekannt; insbesondere sind Langschwänzer im abyssischen Benthal und Pelagial gut vertreten, die Familie der Eryoniden kommt jetzt nur noch am Boden der Tiefsee vor; Anomuren sind nicht selten, die Galatheiden meist Tiefseebewohner, die Einsiedlerkrebse (Paguriden) durch eine Anzahl besonderer Gattungen vertreten; dagegen gehen nur wenige Kurzschwänzer (Brachyuren) tiefer als 800 m. Auch Asselspinnen (Pantopoden) sind nicht häufig; von 27 Gattungen sind nur sechs aus den dunklen Tiefen bekannt. Von Mollusken sind die Scaphopoden etwa mit der Hälfte ihrer Artenzahl Tiefseebewohner, Muscheln viel weniger, am wenigsten Schnecken; die Angehörigen der beiden letzteren

Klassen sind allermeist klein, verbuttet, und charakteristische Gattungen fehlen. Die Zahl der abyssalen Tintenfische ist dagegen verhältnismäßig groß, die der benthonischen bleibt dabei hinter der der bathypelagischen zurück. Von Moostierchen haben die Chilostomen zahlreiche Vertreter im Abyssal, und manche davon gehen in große Tiefen (*Farciminaria delicatissima* bis über 5000 m tief); Cyclostomen und Ctenostomen sind nur sehr wenige in der Tiefsee gefunden. Die häufigsten Tiefseetiere sind unstreitig die Stachelhäuter. Von den 49 Gattungen der Holothurien sind 19 nur litoral, 20 nur abyssal, 10 kommen in beiden Stufen vor; die Familie der Elasipoden ist bis auf zwei Arten auf die Tiefsee beschränkt; sie hat dort doppelt so viele Arten (66), als von anderen Familien zusammen in den lichtlosen Tiefen vorkommen[41]). Von den 832 bekannten Arten und Varietäten der Seesterne, die Sladen[42]) aufzählt, gehen 272 Arten tiefer als 400 m, also fast ein Drittel, ein Bruchteil, der sich noch erhöht, weil bei nicht wenigen Arten Tiefenangaben fehlen. Bei den Seeigeln ist das Verhältnis der abyssalen Arten zur Gesamtzahl etwas geringer, noch geringer bei den Schlangensternen. Von den Haarsternen sind die gestielten Formen fast ganz auf die Tiefsee beschränkt. Manteltiere sind in der Tiefsee spärlich vertreten. Von den pelagischen Appendicularien dringen nur wenige Arten in die Tiefe, sie sind Oberflächenformen; im Floridastrom z. B. kommen auf 1000 Stücke aus der Oberflächenschicht zwischen 0 und 200 m nur 8 Stücke aus 400—600 m, und schon bei 800 m fängt das Schließnetz nur noch 1—7 Stücke in derselben Wassermenge, die weiter oben im Durchschnitt über 2000 Stücke bringt. Auch die pelagischen Feuerwalzen sind im Abyssal spärlich; der „Challenger" fischte nur eine Tiefenform, *Octacnemus bythius.* Bei den benthonischen Seescheiden (Ascidien) ist die Zahl der Tiefenbewohner größer; von 91 Gattungen kommen 28 in Tiefen von mehr als 800 m vor, und 12 Gattungen sind ausschließlich abyssal; ja zwei Familien sind auf die Tiefsee beschränkt. Die Zahl der Tiefseefische wird von Brauer[43]) auf 309 Gattungen mit 1007 Arten angegeben, wovon 131 Gattungen und 397 Arten pelagisch sind. Ihre Zusammensetzung weicht von der Fischbevölkerung der durchleuchteten Stufe in wesentlichen Punkten ab: nur wenige Stachelflosser (Acanthopterygier) dringen in größere Tiefen ein, Büschelkiemer (Lophobranchier) und Haftkiefer (Plectognathen) fehlen. Die Knochenfische der Tiefsee verteilen sich auf die verschiedensten Unterordnungen; abyssale Familien sind z. B. die Macruriden, Saccopharyngiden, Stomiatiden. Auch unter den Selachiern gehören einige Familien, z. B. die Chlamydoselachiden und vor allem die Squaliden fast ganz der Tiefsee an.

Die Notwendigkeit bestimmter Anpassungen an die in der Tiefsee herrschenden Lebensbedingungen, wozu nur ein gewisser Bruchteil der Tierarten fähig ist, bewirkt die verhältnismäßige Artenarmut der Tiefenfaunen im Vergleich mit denen der durchleuchteten Meeresteile. Während also der Kampf mit der unbelebten Natur gesteigert ist, hat der Wettbewerb zwischen den Arten in der Tiefsee an Schärfe verloren. Daher ist hier eine der Stellen, wo sich solche altertümliche

Formen erhalten können, die im Litoral und in der durchleuchteten Stufe des Pelagials im Kampf gegen besser ausgerüstete Mitbewerber unterlagen und ausgestorben sind. Zwar fehlen solche archaistischen Formen auch nicht in den geringeren Tiefen, wie die Schwertschwanzkrebse (*Limulus*), der Brachiopode *Lingula* oder Amphioxus (*Branchiostoma*): aber sie sind doch in der Tiefsee unverhältnismäßig häufig. Von den Steinkorallen der Tiefen sind manche engverwandt mit mesozoischen und frühtertiären Formen. Die Seeigelfamilien der Saleniaden, Echinothuriden und Ananchytiden, deren Hauptvorkommen in die Kreidezeit fällt, hielt man früher für ausgestorben, bis die Dredsche sie aus den dunklen Tiefen heraufbrachte; von den jüngeren Clypeastriden dagegen, die erst in der oberen Kreide auftreten, gehen nur Vertreter der beiden ältesten Gattungen, *Echinocyamus* und *Fibularia*, tiefer als 400 m; ja A. Agassiz[44]) sagt geradezu, daß die Arten mit der größten Tiefenverbreitung auch die weiteste zeitliche Verbreitung haben, die litoralen Arten dagegen nur ins jüngste Tertiär zurückreichen. Auch eine Anzahl Seesterne der Tiefsee tragen ein altertümliches Gepräge, und die gestielten Crinoiden, die in älteren Perioden der Erdgeschichte zahlreich und weit verbreitet waren, sind jetzt ganz auf die dunklen Tiefen beschränkt. Auch der mit gekammerter Schale ausgerüstete Cephalopode *Spirula* lebt nur im lichtarmen Pelagial, von wo J. Schmidt aus Tiefen von 300—3000 m zusammen fast 100 Stück heraufholte[45]); *Nautilus*, der auch in dunkle Tiefen geht, kommt zeitweise in das Stillwasser der durchleuchteten Stufe herauf. Unter den abyssalen Dekapodenkrebsen fallen vor allem die Angehörigen der triassischen, jetzt sonst ausgestorbenen Familie der Eryoniden (z. B. *Willemoesia*) auf und die bemerkenswerte Artenfülle so primitiver Gruppen wie Peneiden und Cariden. Unter den Fischen sind die Selachiergattung *Chimaera* (Abb. 73) und der mit dem devonischen *Cladodus* verwandte Schlangenhai *Chlamydoselachus anguineus* als altertümliche Formen zu nennen. Von Knochenfischen überwiegen in der Tiefsee (wie im Süßwasser) die Weichflosser; die jüngeren stachelflossigen Fische (Acanthopterygier) haben den Weg in die dunklen Tiefen noch kaum gefunden.

Wenn sich somit in der lichtlosen Tiefe des Meeres unverkennbar eine große Anzahl primitiver Tierformen erhalten hat, so wird doch damit nicht etwa der ganzen abyssalen Fauna ein altertümlicher Zug aufgedrückt, wie das etwa bei der Landfauna Australiens der Fall ist. Die Tiefsee ist eben nicht abgeschlossen, sondern steht in beständigem Austausch mit den durchleuchteten Schichten, sowohl im Benthal wie im Pelagial. Als eine Form, die jetzt im Begriff steht, in die Tiefe hinabzusteigen, hat man z. B. die Krabbengattung *Ethusa* angesehen, bei der innerhalb derselben Art mit zunehmender Tiefe des Vorkommens die Augen zunehmend verkümmern[46]). Ja bei manchen Formen scheint sogar in der Meerestiefe eine Weiterentwicklung eingesetzt zu haben; wenigstens deuten nach Kükenthal[47]) die Rindenkorallen (Gorgonarien) der Tiefsee durch höhere Entwicklung auf jüngeren Ursprung, während die des Litorals zu primitiveren Gattungen gehören.

Literatur.

1) Grein, Ann. Inst. Océanogr. 5, fasc. 6. — 2) C. Chun, SB. Ak. Wiss. Berlin 44, S. 1141—1173. — 3) S. Lo Bianco, Mitt. Zool. Stat. Neapel, 19, S. 524. — 4) *Bevölkerung, S. 259, Liste 149. — 5) J. Murray in *Murray and Hjort, Ocean, S. 132. — 6) J. Murray, C.R. 3. Congr. Int. Zool. Leyde, S. 106 f. — 7) J. G. Egger, Abh. Ak. Wiss. München 18, 1894. — 8) W. A. Herdmann in *Challenger Rep. Zool. 14, S. 375 ff. — 9) E. J. Miers in *Challenger Rep. Zool. 17, S. XXXV ff. — 10) E. Ehlers, Z. f. wiss. Zool. 25, S. 80. — 11) *Wyville Thomson, Atlantic 2, S. 328 f., 339, 344. — 12) F. E. Schulze in *Challenger Rep. Zool. 21, S. 468 f. — 13) L. Joubin, Bull. Mus. Océanogr. Monaco Nr. 45, S. 21. — 14) C. O. Esterly, Int. Rev. Hydrob. 4, S. 140—151. — 15) *Semon, Austral. Busch, S. 508. — 16) *Alcock, Indian Seas, S. 43. — 17) *Murray and Hjort, Ocean, S. 426. — 18) Cooke in *Cambridge Nat. Hist. Mollusca, S. 375 f. — 19) Sous les mers. Paris 1887, S. 18 ff. — 20) C. C. Nutting, Proc. 7. Intern. Zool. Cgr., S. 889. — 21) *Indian Seas, S. 262. — 22) F. Doflein in *Erg. D. Tiefsee-Exp. 6, S. 233, 238. — 23) *Alcock, Indian Seas, S. 260 f. — 24) C. Chun, Atlantis in *Bibl. Zool. 7, Heft 19, S. 213 bis 260. — 25) *Chun, Tiefen des Weltmeers, S. 534 f. und zugehörige Tafel. A. Braun in *Erg. D. Tiefsee-Exp. 15, S. 233 ff. — 26) A. Brauer in *Erg. D. Tiefsee-Exp. 15, S. 221. — 27) J. Hjort in *Murray and Hjort, Ocean, S. 662 ff. — 28) Vgl. z. B. *Chun, Tiefen d. Weltm., S. 484; Kükenthal, Abh. Senckenberg. Ges. 22, S. 47; *Alcock, Indian Seas, S. 284 ff. — 29) P. P. C. Hoek in *Siboga-Exp. 31, S. 57. — 30) A. Locard, C.R. 126, S. 440—443. — 31) *Alcock, Indian Seas, S. 252 ff.; J. R. Henderson in *Rep. Challenger 27, S. 41 ff. — 32) *Engelhardt, Selachier, S. 60. — 33) A. Brauer in *Erg. D. Tiefsee-Exp. 15, S. 351. — 34) L. Döderlein in *Erg. D. Tiefsee-Exp. 5, S. 273. — 35) bei *Bronn, Kl. u. O. 5^2, S. 1283 ff. — 36) J. Murray, C.R. 3. Congr. Intern. Zool. Leyde, S. 99—111. — 37) R. Koehler et C. Vaney, C.R. 6. Congr. Intern. Zool. Berne, S. 610—613. — 38) *Murray and Hjort, Ocean, S. 544 f. — 39) Ebenda S. 126 f., 546 f. — 40) A. Brinkmann, Bergens Mus. Skrifter, N. R. 3, Nr. 1, S. 176 f. — 41) Hj. Théel in *Rep. Challenger 4, S. 3 u. 14, S. 8. — 42) in *Rep. Challenger 30, S. 716—836. — 43) in *Erg. D. Tiefsee-Exp. 5, S. 336. — 44) Mem. Mus. Comp. Zool. 31, S. 227. — 45) Nature 110, S. 788 ff. — 46) O. Seeliger. Tierleben der Tiefsee, Leipzig 1901, S. 45, Anm. 35. — 47) Naturw. 4, S. 661.

XV. Die Flächengliederung des Meeres.

Meeresteile, in denen ähnliche oder gleiche Lebensbedingungen herrschen, sind nicht regellos auf der Erdoberfläche verstreut, sondern in bestimmter Folge zueinander angeordnet, und man kann daher, unabhängig von der geographischen Gliederung in Atlantik, Indik, Pazifik und Antarktik, das Meer biologisch in einzelne große Gebiete einteilen, die sich von den benachbarten durch die Lebensbedingungen und damit auch durch ihre Lebewelt unterscheiden, und die durch diese Besonderheiten gut gekennzeichnet sind.

Eine solche Gliederung des Meeres in Einzelgebiete führt zunächst zur Scheidung der großen zusammenhängenden Weltmeere, der Ozeane, von den Nebenmeeren, die mehr oder weniger scharf isoliert sind und mit jenen nur durch verhältnismäßig enge und oft auch flache Verbindungsstraßen zusammenhängen. Während die freie Mischung des Wassers in den Weltmeeren bewirkt, daß in den physikalischen Verhältnissen, von der Oberflächentemperatur abgesehen, nur geringe Verschiedenheiten herrschen, haben die Nebenmeere durchgängig ausgesprochene Besonderheiten, sei es in der Temperatur, besonders in deren Verteilung nach der Tiefe, sei es im Salzgehalt oder in der Anhäufung chemischer Beimischungen des Wassers und in der Verringerung oder dem fast gänzlichen Fehlen der Gezeiten, wie die Beispiele des Mittelmeeres, der Ostsee oder des Schwarzen Meeres zeigen.

Innerhalb der Hauptmeere stellen sich zwar auch stellenweise solche Abweichungen ein. Die Einmündung gewaltiger Flüsse wie des Amazonenstromes oder das sommerliche Abschmelzen der Eismassen in den polaren Meeren bewirken eine Herabsetzung des Salzgehalts im Oberflächenwasser; an anderen Stellen bringen die Flüsse große Massen von Verunreinigungen mit, wie der Hoangho in das Gelbe Meer. Aber die ständige Bewegung und Durchmischung des Wassers durch die Gezeiten, die Strömungen und die Stürme arbeiten unablässig am Ausgleich dieser Unterschiede. In der Hauptsache sind es die Verschiedenheiten der Erwärmung des Oberflächenwassers, auf die sich die Unterscheidung verschiedener Gebiete in den Hauptmeeren gründet.

Die Temperatur des Oberflächenwassers nimmt vom Äquator gegen die Pole zwar nicht in gleichmäßiger, aber doch in gesetzmäßiger Weise ab. Die Temperaturverschiedenheiten haben auf die Zusammensetzung der Tierwelt und ihre Besonderheiten, wie oben gezeigt, einen bestimmenden Einfluß; dieser tritt aber nicht überall gleich deutlich und rein zu Tage. Für die Beschaffenheit der litoralen Tierwelt kommen neben der Temperatur noch viele andere Einwirkungen in Betracht, die lokale Verschiedenheiten in der Tierbevölkerung bewirken, wie steiler oder flacher Abfall der Küste, Art des Untergrunds, Pflanzenbewuchs, Stärke der Brandung u. a.; dadurch wird der Einfluß des Temperaturfaktors in vielen Fällen weniger deutlich. Dagegen gestaltet sich für das Pelagial in seinen von der Sonnendurchwärmung betroffenen Teilen, bei der sonstigen Gleichheit oder Ähnlichkeit der Lebensbedingungen die Einwirkung der Temperatur zum wesentlich bestimmenden Moment für die Tierbevölkerung, und zwar wieder am reinsten für das ozeanische Pelagial, etwas getrübt durch den Einfluß der Küste für das neritische Pelagial. Wenn im folgenden die Flächengliederung des Meeres besprochen wird, so gründet sich das zwar nicht ausschließlich, aber doch vorwiegend auf die Verhältnisse, die die Hochsee bietet.

Die Meeresgebiete der Hochsee sind die ausgedehntesten Lebenszonen von gleichartiger Gestaltung. Sie können wohl den klimatischen Gürteln des Festlands verglichen werden, übertreffen diese aber bei

weitem an Ausdehnung und Gleichartigkeit. Die biologisch einheitlich gekennzeichneten Meeresräume umschließen ganze Stromgebiete oder gar eine Mehrheit von solchen, die alle durch Gemeinsamkeiten ihrer Lebewelt untereinander verbunden sind. Die Unterscheidung ist eine sehr einfache: warme und kalte Meere stehen einander gegensätzlich gegenüber. Man kann einen zirkumtropischen Gürtel und polare Gürtel des Meeres unterscheiden.

Für die Abgrenzung der warmen und kalten Meeresgebiete gegeneinander ist nicht die geographische Breite maßgebend; die Grenzlinie ist in ihrem Verlauf von den Wendekreisen oder anderen Breitengraden völlig unabhängig. Sie schließt sich vielmehr an die Isothermen des Oberflächenwassers an. Ortmann[1]) zieht die Grenze dort, wo der Betrag der jährlichen Temperaturschwankung so groß wird, daß stenotherme tropische Lebewesen nicht mehr bestehen können; so biegt sich denn seine Grenzlinie an den Westküsten von Südamerika und Afrika ziemlich weit nach Norden hinauf, im Zusammenhang mit den kalten Strömungen und dem kühlen Auftriebwasser an diesen Küsten; ebenso zieht sie sich an der Ostküste von Nordamerika unter der Einwirkung des Labradorstroms bis zum Kap Hatteras nach Süden. Etwas anders verläuft die Grenze, die Meisenheimer[1]) auf Grund der Verbreitung der warmwasserbewohnenden Pteropoden für das Warmwassergebiet festlegt; sie fällt im Norden des Atlantik etwa mit der 15°-Isotherme, im Süden mit der 17°-Isotherme des Oberflächenwassers[2]) zusammen (Abb. 75). Ein wesentlicher Unterschied ist der, daß nach Meisenheimers Abgrenzung die Warmwassergebiete des Atlantik und Indik um die Südspitze Afrikas herum miteinander verbunden sind, während sie nach Ortmann vollkommen getrennt erscheinen.

Das warme ebenso wie das kalte Meeresgebiet lassen sich wiederum in Untergebiete gliedern. Ein äquatorialer Gürtel mit einer Wasserwärme von über 25° kann als Gürtel des heißen Wassers von dem des warmen Wassers (20—25°) abgetrennt werden. Dem Kaltwassergebiet der Pole mit einer Temperatur unter 10° steht das Gebiet des kühlen Wassers mit 10—15° gegenüber. Ja in dem bestdurchforschten Meer, dem Nordatlantik, sind noch weitere Unterabteilungen gemacht und im kalten Wasser ein arktisches und ein boreales Gebiet gesondert worden, die beide durch Leitformen gekennzeichnet sind.

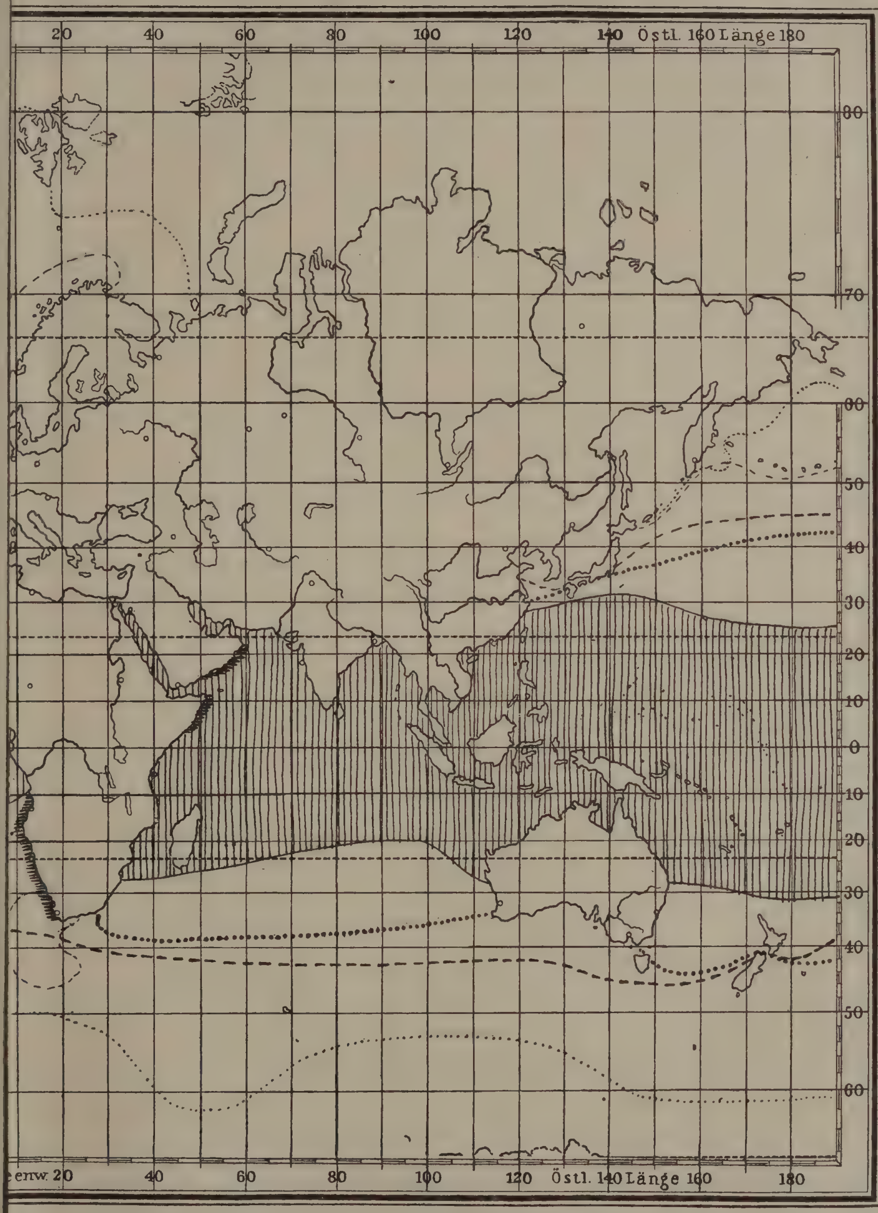
Die Grenzen zwischen Warm- und Kaltwassergebiet sind zwar nicht ganz scharf; immerhin aber wechselt hier in einem verhältnismäßig schmalen Streifen die Wassertemperatur viel schneller als in den benachbarten Teilen. Weit weniger scharf sind die Grenzen der Untergebiete, die daher auch eine wesentlich geringere Bedeutung besitzen. Dagegen verschiebt sich die Lage aller dieser Grenzen mit den Jahreszeiten. Die warmen Strömungen dehnen in der warmen Jahreszeit ihr Gebiet aus und reichen weiter polwärts; im Winter werden sie von den stärker vorstoßenden kalten Strömungen zurückgedrängt. Das ist vorwiegend für Endströme, wie den Golfstrom und Labradorstrom, durch zahlreiche Erfahrungen festgelegt, gilt aber auch für die Stromkreise der Grenzgebiete. Die Bewohner des Pelagials können

diesen Verschiebungen zum Teil folgen; die litorale Tierwelt dagegen ist in den Übergangsgebieten durch die Schwankungen mehr in Mitleidenschaft gezogen und bedarf besonderer Anpassungen.

Von der Einwirkung der Temperatur auf die Meerestiere ist schon mehrfach die Rede gewesen, und es kann hier darauf verwiesen werden. Die dadurch bedingten Besonderheiten erklären uns die gemeinsamen Eigenschaften der Tierwelt des Warmwassers. Im Warmwassergebiet, das sich gürtelförmig zu beiden Seiten des Äquators ausdehnt, fehlt jene ausgeprägte Periodizität, die durch den Jahreszeitenwechsel im Kaltwassergebiet hervorgerufen wird. Zwar sind geringe Schwankungen in der Temperatur des Meerwassers auch hier vorhanden; aber sie betragen in den Tropen kaum mehr als 2°. Das Wasser der Stromkreise kühlt sich in der polaren Schlinge des Kreises ab, in den peripheren Teilen stärker als in den zentralen; aber bei seinem Rückweg zum Äquator erwärmt es sich schnell wieder. Hier ist die Heimat für stenotherm wärmeliebende Tiere.

Hier sind auch alle anderen günstigen Momente vorhanden, die höhere Temperatur mit sich bringt. Stoffwechsel und Wachstum sind beschleunigt; in schneller Folge jagen sich die Generationen. Am deutlichsten zeigt sich das an den Protisten. Eine absolut gleiche Menge von Nannoplankton in einem gegebenen Zeitpunkte würde daher in den Tropen mehr Nahrung für die Zehrer bedeuten als im Polarmeer. Aber auch bei den vielzelligen Tieren ist die Generationsdauer abgekürzt, und schneller als im Kaltwasser wiederholt sich die Bildung der Geschlechtsprodukte; das begünstigt das Auftreten erblicher Variationen (Mutationen). Und vielleicht ist höhere Temperatur auch der Erhaltung von Variationen günstiger als die scharf auslesende niedere Temperatur. Jedenfalls ist es auffällig, wie reich das Warmwasser an Tierformen ist, wie viel artenreicher im allgemeinen die Gattungen sind als im polaren Meer, und wie viel größer die Zahl der Gattungen selbst. Dem steht ein geringer Volkreichtum der einzelnen Arten gegenüber. Diese Erscheinung verminderter Stückzahl bei vermehrter Artenzahl tritt ja auch bei den Lufttieren in den Tropen auffällig hervor (vgl. S. 26); aber sie fällt bei den Meerestieren stärker auf, besonders bei den Bewohnern des Pelagials, dadurch daß gleichzeitig die Menge des Planktons, und zwar des Zwerg- und Klein- ebenso wie des Mittel- und Großplanktons, in den Tropen weit geringer ist als während der guten Jahreszeit im Kaltwasser. Wenigstens gilt das für den tropischen Atlantik; es wurde schon (s. S. 183) darauf hingewiesen, daß in dem küstenreichen Inselmeer des Indik die Verhältnisse vielleicht anders liegen. „Der tropische Ozean ist daher, selbst im Bereich der niederen Organismen, reich an Leitformen, während der Norden sich weit mehr an seinem negativen Charakter erkennen läßt[2a]."

Dazu kommt eine etwas andere Tiefenverteilung der Lebewelt im Warmwasser. Im Zusammenhang mit dem höheren Stande der Sonne reicht die durchleuchtete Stufe weiter in die Tiefe, und in die oberflächlichen Schichten dringt eine reichlichere Lichtmenge ein als weiter polwärts. Die Kleinlebewelt, vor allem das Nannoplankton, hält sich in etwas tieferen Schichten, wo sie vor dem zu grellen Sonnen-



...elt nach Meisenheimer, polare Grenzen der Übergangsgebiete dünn punktiert nach Ort-
... nach Joubin: senkrecht schraffiert. Kaltes Auftriebwasser wagrecht schraffiert.

diesen Verschiebungen zum Teil folgen; die litorale Tierwelt dagegen ist in den Übergangsgebieten durch die Schwankungen mehr in Mitleidenschaft gezogen und bedarf besonderer Anpassungen.

Von der Einwirkung der Temperatur auf die Meerestiere ist schon mehrfach die Rede gewesen, und es kann hier darauf verwiesen werden. Die dadurch bedingten Besonderheiten erklären uns die gemeinsamen Eigenschaften der Tierwelt des Warmwassers. Im Warmwassergebiet, das sich gürtelförmig zu beiden Seiten des Äquators ausdehnt, fehlt jene ausgeprägte Periodizität, die durch den Jahreszeitenwechsel im Kaltwassergebiet hervorgerufen wird. Zwar sind geringe Schwankungen in der Temperatur des Meerwassers auch hier vorhanden; aber sie betragen in den Tropen kaum mehr als 2°. Das Wasser der Stromkreise kühlt sich in der polaren Schlinge des Kreises ab, in den peripheren Teilen stärker als in den zentralen; aber bei seinem Rückweg zum Äquator erwärmt es sich schnell wieder. Hier ist die Heimat für stenotherm wärmeliebende Tiere.

Hier sind auch alle anderen günstigen Momente vorhanden, die höhere Temperatur mit sich bringt. Stoffwechsel und Wachstum sind beschleunigt; in schneller Folge jagen sich die Generationen. Am deutlichsten zeigt sich das an den Protisten. Eine absolut gleiche Menge von Nannoplankton in einem gegebenen Zeitpunkte würde daher in den Tropen mehr Nahrung für die Zehrer bedeuten als im Polarmeer. Aber auch bei den vielzelligen Tieren ist die Generationsdauer abgekürzt, und schneller als im Kaltwasser wiederholt sich die Bildung der Geschlechtsprodukte; das begünstigt das Auftreten erblicher Variationen (Mutationen). Und vielleicht ist höhere Temperatur auch der Erhaltung von Variationen günstiger als die scharf auslesende niedere Temperatur. Jedenfalls ist es auffällig, wie reich das Warmwasser an Tierformen ist, wie viel artenreicher im allgemeinen die Gattungen sind als im polaren Meer, und wie viel größer die Zahl der Gattungen selbst. Dem steht ein geringer Volkreichtum der einzelnen Arten gegenüber. Diese Erscheinung verminderter Stückzahl bei vermehrter Artenzahl tritt ja auch bei den Lufttieren in den Tropen auffällig hervor (vgl. S. 26); aber sie fällt bei den Meerestieren stärker auf, besonders bei den Bewohnern des Pelagials, dadurch daß gleichzeitig die Menge des Planktons, und zwar des Zwerg- und Klein- ebenso wie des Mittel- und Großplanktons, in den Tropen weit geringer ist als während der guten Jahreszeit im Kaltwasser. Wenigstens gilt das für den tropischen Atlantik; es wurde schon (s. S. 183) darauf hingewiesen, daß in dem küstenreichen Inselmeer des Indik die Verhältnisse vielleicht anders liegen. „Der tropische Ozean ist daher, selbst im Bereich der niederen Organismen, reich an Leitformen, während der Norden sich weit mehr an seinem negativen Charakter erkennen läßt[2a]."

Dazu kommt eine etwas andere Tiefenverteilung der Lebewelt im Warmwasser. Im Zusammenhang mit dem höheren Stande der Sonne reicht die durchleuchtete Stufe weiter in die Tiefe, und in die oberflächlichen Schichten dringt eine reichlichere Lichtmenge ein als weiter polwärts. Die Kleinlebewelt, vor allem das Nannoplankton, hält sich in etwas tieferen Schichten, wo sie vor dem zu grellen Sonnen-

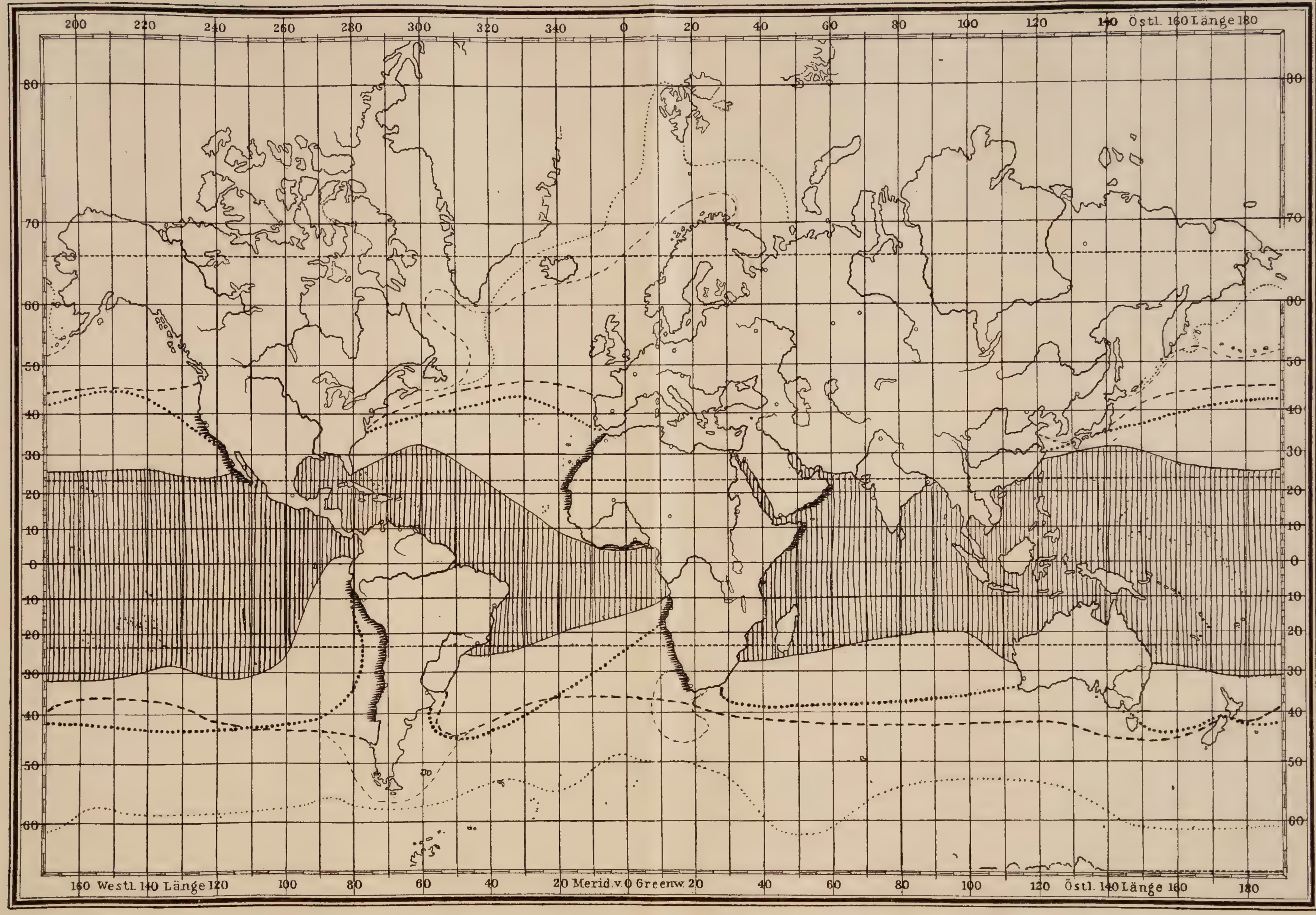


Abb. 75. Grenzen des Warmwassergebiets: dick punktiert nach Ortmann, dick gestrichelt nach Meisenheimer, polare Grenzen der Übergangsgebiete dünn punktiert nach Ortmann, dünn gestrichelt nach Meisenheimer. Verbreitung der Riffkorallen nach Joubin: senkrecht schraffiert. Kaltes Auftriebwasser wagrecht schraffiert.

licht geschützt ist, und der Urnahrung folgen die Zehrer. Wenn man die Masse des Nannoplanktons in der oberflächlichen Schicht=100 setzt, so wird die Abnahme nach der Tiefe durch folgende Verhältniszahlen angegeben[3])

Tiefen von	0 m	50 m	100 m	200 m	400 m
im kühlen Wasser	100	27	9	1,5	0,5
im Tropenwasser	100	92	32	8	3

Die Copepodenarten, die ja meistens den Hauptbestandteil des Planktons ausmachen, liegen im Tropengebiet in 50—200 m Tiefe, ja im Brasilstrom gehen sie bis zu 400 m hinab, während sie sich im Kaltwasser in den oberen 50 m aufhalten und ihre Höchstwerte nahe der Oberfläche haben[3]). Dorthin folgen ihnen natürlich auch ihre Kostgänger. Vielleicht hängt damit die Tatsache zusammen, daß im Warmwassergebiet die Menge der Meeresvögel, die ja ihre Nahrung aus den oberflächlichsten Wasserschichten schöpfen, so viel geringer ist als in den polaren Meeren. Ob auch das Fehlen der Robben in den Tropenmeeren durch ähnliche Verhältnisse bedingt wird, oder ob die Wärmeschutzverhältnisse, die das Wasserleben diesen Tieren aufdrängt, sie zum Leben in kalten Gegenden zwingen, sei dahingestellt.

Mehr als alle anderen Tiergruppen kennzeichnet die warmen Meere eine Abteilung benthonischer Tiere, die hier in ungeheueren Massen vorkommen, dem Kaltwasser aber vollständig fehlen: die Riffkorallen. Sie sind in ihrem Vorkommen an eine Mindesttemperatur des Wassers von 20° gebunden, und ihre Mannigfaltigkeit nimmt zu mit steigender Wasserwärme. Ihre Verbreitung ist auf der Karte Abb. 75 ersichtlich; sie liegt innerhalb des Warmwassergebiets, ihre Grenzen verlaufen nach innen von den Grenzen des Tropengürtels, die Südgrenze etwa parallel mit Ortmanns Südgrenze, die Nordgrenze, besonders im Atlantik, unabhängig davon.

Im übrigen sind es vorwiegend Tierformen des Pelagials, die das Warmwassergebiet kennzeichnen. Im Oberflächenwasser der tropischen Ozeane wohnen gegen 20 Arten pelagischer Foraminiferen; im arktischen und antarktischen Gebiet kommen nur 1—2 zwerghafte Arten vor. Die Siphonophoren sind, mit ganz wenigen Ausnahmen, dem Tropengürtel eigen; unter den Randquallen sind die Geryoniden, unter den Scyphomedusen die Charybdeiden (Beutelquallen) auf die warmen Meere beschränkt. Von Ringelwürmern sind die Alciopiden (mit Ausnahme von *Vanadis antarctica*) Warmwassertiere. Von den Krebstieren sind die Arten der Copepodengattung *Copilia*, die sich gegen den Äquator häufen, die meisten Euphausiaceen, die Mehrzahl der *Sergestes* sowie die Garnele *Lucifer* nur im Warmwasser vorhanden. Unter den Weichtieren sind alle Schwimmschnecken (Heteropoden), die meisten Flügelschnecken (Pteropoden) und die sonstigen pelagischen Schnecken (*Janthina*, *Phyllirhoe*) an das warme Wasser gebunden. Von Manteltieren sind die Feuerwalzen (Pyrosomen) ganz, die Salpen mit wenigen Ausnahmen den warmen Meeren eigen, und von den Appendicularien des Atlantik kommen 30 Arten aus 7—8 Gattungen auf das Warmwasser gegen 3 Arten (aus 2 Gattungen) des Kaltwassers,

die von jenen spezifisch verschieden sind. Dazu enthält das tropische Plankton zahlreiche freischwimmende Larven von Stachelhäutern, Weichtieren, Ringelwürmern u. a., die im Kaltwasser fast ganz fehlen. Schließlich sind die fliegenden Fische (*Exocoetus* und Verwandte) auffällige Charaktertiere der warmen Meere. Es ist bezeichnend für die schwankende Begrenzung des Warmwassergebiets, daß die Nordgrenze der fliegenden Fische im Nordsommer um 5—8 Breitengrade weiter nördlich verläuft als im Nordwinter. Daß diese Tiere in kalten Meeren fehlen, ist nicht zu verwundern; die schnelle Bewegung der feuchten Tiere durch die kalte Luft würde eine zu starke Abkühlung zur Folge haben.

Es ist bemerkenswert, daß trotz der vollständigen Scheidung des Warmwassergebiets in zwei gesonderte Abschnitte, die durch die eingeschobenen Festlandmassen von Afrika und Amerika bewirkt wird, die pelagische Tierwelt, die an das Warmwasser gebunden ist, doch eine große Übereinstimmung in diesen beiden Teilen, dem Atlantik und dem Indopazifik, zeigt. So kommen z. B. von Copepoden zum Teil identische Arten (*Corycaeus lautus*, *C. speciosus; Calanus robustus*, *C. vulgaris; Heterochaeta papilligera*), zum Teil nahe verwandte Formen stellvertretend (*Corycaeus clausii—C. vitreus*) im Atlantik und Indopazifik vor[4]); ähnliches gilt für Schizopoden- und Dekapodenkrebse[5]), und von den Salpen finden sich wohl die meisten, sicher gerade die häufigsten Arten (*Salpa mucronata, S. fusiformis, S. zonaria* u. a.) in beiden Weltmeeren. Ob die frühere Verbindung der beiden Ozeane im Bereich von Mittelamerika zur Tertiärzeit dafür von Bedeutung ist, läßt sich nicht entscheiden.

Die polaren Gürtel des kalten Wassers zeigen ihre Besonderheiten am schärfsten natürlich in den äußersten, den Polen benachbarten Abschnitten. Aber für das ganze Kaltwassergebiet ist die Periodizität kennzeichnend, die durch die verminderte Zufuhr von Licht und Wärme während der einen Jahreshälfte bewirkt wird. In den polnahen Teilen, den arktischen und antarktischen Meeren, unterliegt die Wassertemperatur verhältnismäßig geringen Schwankungen, da die sommerliche Wärme großenteils zum Schmelzen des winterlichen Eises aufgebraucht wird. Die äquatorwärts davon gelegenen Abschnitte mit kühlem Wasser, die borealen und subantarktischen Gebiete und die Übergangsgürtel, erfahren weit größere Schwankungen der Wassertemperatur bei geringeren Schwankungen der Beleuchtung.

In den polaren Meeresteilen wechselt im Pelagial eine sehr erhebliche Reduktion des Lebens während der kalten Jahreszeit mit einem erstaunlichen Aufblühen während der wärmeren Zeit. Dies plötzliche Erblühen im Frühjahr betrifft alle Tierarten des Planktons. Aber die großen Abweichungen der Lebensbedingungen vom Optimum üben eine scharfe Auslese. Nur verhältnismäßig wenige Arten vermögen die nötigen Anpassungen aufzubringen, um hier zu leben; daher ist die Artenzahl und Formenmannigfaltigkeit gering. Aber diese wenigen Arten sind überaus volkreich. Dem Beobachter fällt der Lebensreichtum im sommerlichen Polarmeer um so mehr auf, als sich die Organismen

des Planktons hier viel näher der Oberfläche halten und so das Meer oft auf weite Strecken hin färben.

Eine unmittelbare Folge der winterlichen Vereisung zeigt sich darin, daß im Litoral des arktischen Meeres Algen und festsitzende Tiere nahe der Oberfläche bis zu Tiefen von 6 m fehlen; man sieht nur nackten Felsen, von dem die treibenden Eismassen alles Leben abgekratzt haben. Unter der Grenze der Eiswirkung dagegen sind Pflanzen und Tiere im Überfluß vorhanden, oft zahlreicher als im borealen Gebiet[6].

Durch die niedere Temperatur wird die Fruchtbarkeit verringert und im Zusammenhang damit die Größe der Eier gesteigert (vgl. S. 169). Daraus ergibt sich, vor allem für benthonische Tiere, die Unterdrückung freischwimmender Larvenformen. Die Nachkommen bleiben daher in unmittelbarer Nachbarschaft der Eltern, und so kommt es zu so ungeheuren Anhäufungen einzelner Tierarten an manchen Stellen, wie sie besonders aus arktischen Meeren bekannt sind. Im Meere bei Ostspitzbergen z. B. treten sedentäre Ringelwürmer (*Scione lobata, Thelepus cincinnatus*) stellenweise in großen Massen beieinander auf[7]; in der Barrentssee brachte der „Michael Sars" mit einem einzigen Schleppnetzzug über 1 Tonne von dem Kieselschwamm *Geodia* herauf, bei Jan Mayen ein anderes Mal mehr als 1 Barrel (163 l) einer Kammmuschel (*Pecten groenlandicus*); andere Berichte erzählen von Massenfängen des Haarsterns *Antedon eschrichtii*[8].

Der durch Einwirkung niederer Temperatur veranlaßte „Riesenwuchs" polarer Meerestiere wurde schon auf S. 165ff. besprochen.

Was die Zusammensetzung der Tierbevölkerung des kalten Wassers angeht, so ist sie in vielen Punkten anders als in den Tropen. Ganz gering ist die Zahl der Tierarten, die gleichzeitig im Oberflächenwasser der polaren und der tropischen Meere leben können. Die polare Meeresfauna zeigt gegenüber der tropischen durchaus die Wirkung der Auslese; den großen Sondergruppen, die auf das Warmwasser beschränkt sind, stehen nicht auch solche gegenüber, die im Kaltwasser gedeihen, dagegen im Warmwasser fehlen. Immerhin aber zeigt sich ein Überwiegen bestimmter Tiergruppen insofern, als sie, im Vergleich zur Warmwasserfauna, hier durch wesentlich zahlreichere Gattungen und Arten vertreten sind als verwandte Gruppen; sie sind in Bau und Entwicklung für die hier herrschenden Lebensverhältnisse vorteilhafter eingerichtet. Solche Gruppen sind die Hydrozoen unter den Nesseltieren und die Holothurien unter den Stachelhäutern. Unter den Ringelwürmern stellen bei Spitzbergen die sedentären Formen zwei Drittel der gesamten Artenzahl[7]. Besonders auffällig aber ist das Überwiegen der Flohkrebse und Asseln (Amphipoden und Isopoden) in der Reihe der Krebstiere. Sie fallen durch große Arten- und Stückzahl und oft auch durch bedeutende Größe gegenüber verwandten Warmwasserarten auf[9]; in antarktischen Gewässern bringt z. B. ein einziger Dredschzug 10—13000 Flohkrebse, und um die Kerguelen bildet die Assel *Serolis* nicht weniger als 20 % der gesamten Krustazeenfauna[10]. Kieselschwämme treten vor allem im antarktischen Meere

sehr hervor. Dagegen fällt, abgesehen vom Fehlen der tropischen Leitformen, die Spärlichkeit höherer Krebse in den polaren Meeren auf. Von Dekapoden sind in hohen Breiten nur wenige Garnelenarten vorhanden, in den arktischen Meeren *Sclerocrangon ferox*, *Bythocaris* und *Hymenodora glacialis*[11]), im antarktischen Meer *Crangon antarcticus* und *Choriomus antarcticus*[12]). Einsiedlerkrebse und Krabben scheinen ganz zu fehlen.

Das polare Plankton ist durch das fast völlige Fehlen freischwimmender Larven gekennzeichnet. Von dem Plankton des Warmwassers unterscheidet es sich auch durch die ihm eigentümlichen Copepoden, die zum Teil in gewaltiger Stückzahl auftreten, wie im arktischen Meere der große *Calanus hyperboreus* (9 mm lang), dessen ungeheurer Häufigkeit der Reichtum an tierischem Leben in der Arktis in so hohem Maße zu danken ist. Kennzeichnend sind ferner Hyperinen und Schizopoden, und unter den Mollusken besondere Arten von Flügelschnecken (Pteropoden) in gewaltigen Massen. Hydromedusen sind in kalten Meeren viel häufiger als im Warmwasser. Der Reichtum an Diatomeen in den polaren Meeren bringt es mit sich, daß sich im Norden wie im Süden manche Planktontiere deren Kieselskelette zunutze machen, um das eigene Skelett zu verstärken, z. B. manche Radiolarien (*Aulocleptes*-Arten) und eine Anzahl Wimperinfusorien (*Lamprotintinnus*)[13]).

Das Mengenverhältnis des pelagischen Tierlebens, die Wohndichte, zeigt eigentümliche Verschiedenheiten. Jedenfalls ist im Atlantik das kalte Wasser im allgemeinen reicher an Leben, auch an Tierleben als das warme. Lohmann[14]) fand im Durchschnitt in 1 l Wasser im Kaltwasser 2500, im Warmwasser von über 20° nur 700 Organismen, Zahlen, die mindestens Verhältniswert haben. Hensen faßt das Ergebnis der bisherigen Untersuchungen dahin zusammen, daß die arktischen Gebiete im Sommer sehr reich sind an Plankton, die Tropengebiete das ganze Jahr durch arm. Jedenfalls ist in den polaren Gebieten eine sehr ausgesprochene Periodizität des Planktons vorhanden. Auf der Gauß-Station in der Antarktis wechselte das Planktonvolumen im Laufe des Jahres folgendermaßen: im Winter, Juni bis Dezember hatte es seinen Tiefstand, stieg im Januar auf das 7fache, im Februar auf das 25fache und erreichte im März mit dem 50fachen seinen Hochstand, sank im April auf das 20fache und kehrte im Mai zum Tiefstand zurück. Oder: im Nordmeer brachte ein vertikaler Netzzug, bei dem 1000 Tonnen Wasser durchgefischt wurden, im Februar etwa 400 *Calanus*, im April dagegen etwa vier Millionen[15]). Für das ungeheure Aufblühen im Sommer ist natürlich zum großen Teil die Stärke und Dauer der Beleuchtung maßgebend; eine Durchleuchtung wenigstens der oberflächlichen Schichten für fast 20 Stunden im Sommer muß für die Entwicklung der Planktonpflanzen überaus günstig wirken und daher viel Nahrung für ein reiches Tierleben schaffen; im Winter dagegen fällt bei Mangel von Licht das Pflanzenleben ganz aus, und es bleiben nur Dauerzustände erhalten, die den Pflanzen notwendigen Nährstoffe häufen sich an, die auf Pflanzen angewiesenen Tiere können aber nur

auf Grund der angehäuften Reservestoffe ihr Leben fristen. Ob auch die gesamte Jahresproduktion der polaren Meere größer ist als die der tropischen, ist noch nicht mit Sicherheit zu sagen. Hensen neigt dazu, die Frage zu bejahen, „weil Robben, Wale, Wasser- und Sumpfvögel..., sobald die Möglichkeit gegeben ist, sofort das kalte Gebiet aufsuchen, weil es für sie vornehmlich auf reichen Nahrungszufluß ankommt". Auch die Dichte der Mücken, deren Larven dort im Küstenwasser leben und auch auf das Plankton angewiesen sind, ist an den nordischen Meeresküsten unerhört.

Wenn das im Atlantik in der Tat so ist, so braucht doch dieser Unterschied in der Wohndichte in Warm- und Kaltwasser nicht notwendig durch die Temperatur allein bedingt zu sein. Denn aus dem tropischen Inselmeer des Indik berichten Chierchia[16]), Weber und Chun[17]) über außerordentlich reiche Planktonfänge. Der tropische Atlantik ist ein tiefes Meer mit geringer Küstenentwicklung; dagegen ist besonders in der Arktis, aber auch im antarktischen Meere die Küstenentwicklung viel bedeutender und die Meerestiefe z. T. gering; so ist es auch in dem Indischen Inselmeer. Diese Verhältnisse dürften wesentlich mit beitragen zu der größeren oder geringeren Entwicklung des pelagischen Lebens.

Der Reichtum an niederem Tierleben in den oberen Stufen der kalten Meere führt auch eine große Menge Zehrer aus höheren Gruppen herbei, die in den Tropenmeeren fehlen oder doch viel spärlicher sind. Vor allem sind die Vögel, die in unendlichen Massen an den Küsten der polaren Meere, auf den Inseln und Klippen, während der wärmeren Jahreszeit brüten, in ihrer Ernährung ganz auf das Meer angewiesen. Manche, vor allem Taucher wie die Eiderente (*Somateria*), halten sich an die benthonische Tierwelt; andere leben ganz von Plankton, z. B. die Pinguine. Auch die Meeressäuger der polaren Meere leben zum Teil von Plankton, so die Bartenwale, oder unter den Robben der Krabbenfresser (*Lobodon carcinophaga*, frißt Euphausien) und die Weddelrobbe (*Leptonychus weddeli*); andere, wie das Walroß, sind Kostgänger der benthonischen Tierwelt; viele andere sind Räuber und leben hauptsächlich von Tintenfischen und Fischen. Für den Lebensreichtum der sommerlichen Polarmeere gibt es kaum ein besseres Zeugnis als die unendlichen Massen, in denen diese Vögel und Säuger dort ihren Unterhalt fanden, vor ihrer Dezimierung durch den Menschen. So konnten nach Heuglin auf der Bäreninsel im Jahre 1606 in wenigen Stunden 700, im folgenden Jahre gar 900 Walrosse erlegt werden, und die Massenhaftigkeit der Pelzrobben auf den arktischen und antarktischen Inseln hat vielen Menschen reichen Erwerb gebracht, dabei sind aber auch die unerschöpflich scheinenden Vorräte fast getilgt worden.

Bei solcher Gegenüberstellung der Meere des tropischen und subtropischen Gürtels mit denen der Arktis und Antarktis tritt der Unterschied zwischen beiden sehr scharf hervor. Weit weniger unterscheiden sich die kühlen und gemäßigten Meeresgebiete von den warmen Meeren; ja sie stehen in mancher Beziehung im gleichen Gegensatz wie diese

zu den Meeren der hohen Breiten. Immerhin sind sie dem Warmwasser gegenüber schärfer gesondert als nach der Seite der Polarmeere, mit denen sie nicht wenige Tierformen gemeinsam haben; dem Warmwasser gegenüber lassen sie sich hauptsächlich negativ kennzeichnen durch das, was ihnen fehlt. Der starke Wechsel in der Temperatur der oberflächlichen Wasserschichten, der in der flachen südöstlichen Nordsee sogar am Boden noch 9⁰, im ganz flachen Küstengebiet oberhalb 20 m sogar bis 15⁰ beträgt, verlangt in der Hauptsache eurytherme Tierformen, die ja auch in die kalten Meere vordringen können und dort oft besser gedeihen, wegen der größeren Gleichmäßigkeit der Bedingungen. Für den Nordatlantik hat man neben dem arktischen Gebiet mit einer Wassertemperatur von unter 2⁰ ein boreales Gebiet mit 2—8⁰ und ein gemäßigtes mit über 8⁰ Oberflächentemperatur unterschieden und durch Leitformen charakterisiert. Es führt hier zu weit, diese Unterabteilungen im einzelnen zu verfolgen.

Zwischen der Tierwelt des arktischen und des antarktischen Meeres sind also eine ganze Anzahl auffälliger habitueller Ähnlichkeiten vorhanden, analoge Anpassungen und Ausleseerscheinungen, die unter dem Einfluß ähnlicher Lebensbedingungen eingetreten sind. Aber die Übereinstimmung der beiden Faunen geht noch weiter als bisher geschildert. Es sind zweifellos auch Homologien zwischen ihnen vorhanden; in beiden Meeren kommen nicht selten die gleichen Gattungen und sogar identische Arten vor. Von manchen dieser Arten erklärt sich die Gemeinsamkeit des Vorkommens in den polaren Meeresfaunen aus ihrer weltweiten Verbreitung; in anderen Fällen sind zwar in den oberflächlichen Schichten der zwischenliegenden warmen Meere die Gattungen und Arten nicht vorhanden, finden sich aber in der Tiefsee, so daß auf diese Weise der Zusammenhang im Verbreitungsgebiet festgestellt ist. Nur in einer geringeren Anzahl von Fällen sind identische Arten gefunden, die man aus dem Zwischengebiet nicht kennt, sog. bipolare Arten. Bipolarität ist die auf innerer Verwandtschaft beruhende Ähnlichkeit der arktischen und antarktischen Meerestierwelt, die größer ist als die Ähnlichkeit mit dazwischenliegenden Faunen wärmerer Meeresgebiete [18]).

Als bipolare Arten lassen sich aufzählen: die Sternwürmer *Priapulus caudatus* (in der Antarktis als *forma-tuberculato-spinosa*) und *Phascolosoma margaritaceum* [19]), von Krebstieren die Cumaceen-Arten *Eocuma sarsii*, *Eudorella truncatula* und *Campylaspis verrucosa* [20]) und die Seepocke *Balanus biporcatus* [21]), die Meeresmilbe *Halacarus drygalskii*∾*H. alberti* [22]), die Pteropoden *Limacina helicina* und *Clione limacina* [23]), und vielleicht einige weitere. Meist aber sind die Formen, die mit Rücksicht auf die Oberflächenfauna als bipolar erscheinen könnten, auch in der Tiefsee nachgewiesen. Die Kenntnis der Tiefenfauna enthält aber noch so große Lücken, daß man vielleicht auch von den aufgezählten Formen noch die eine oder andere im Abyssal antreffen wird.

Die Verbindung der beiden polaren Meeresfaunen durch die Tiefsee hindurch wird durch viele Funde bestätigt. Von 14 antarktischen

Foraminiferen[24]) kommen 12 auch in arktischen Meeren vor; sie sind teils eurytherm und allgemein verbreitet, teils aber leben sie stenotherm in großen Tiefen und kommen nur in Polargegenden zu 30—70 m Tiefe herauf. Von Radiolarien[25]) findet man einige Arten beiden Polen gemeinsam, die im Zwischengebiet im tiefen Wasser leben. Die polaren Vorkommen der Siphonophore *Diphyes arctica* sind durch Funde dieser Art in großen Tiefen des Zwischengebietes verbunden[26]). Von Medusen kommen zwar keine identischen Arten in den beiden Meeren vor; aber die Gattungen sind teils weltweit verbreitet, teils im Abyssal wärmerer Meere nachgewiesen, wie *Homoenema*, *Atolla*, *Periphylla*[27]). Die „bipolaren" Rippenquallen *Pleurobrachia pileus* und *Beroe cucumis* sind auch im Zwischengebiet, teils an der Oberfläche, teils in der Tiefe nachgewiesen. Von Ringelwürmern[28]) weisen die polaren Meere 21 gemeinsame Arten auf, von denen aber einige seither fast unter dem Äquator gefunden worden sind. Von Sternwürmern (Gephyreen) kommen in den Meeren beider Pole 6 identische Arten vor, von denen 5 im Abyssal des Zwischengebietes schon entdeckt worden sind; noch andere Arten, die in der Arktis und im intermediären Abyssal vorkommen, sind aus der Antarktis noch nicht bekannt, vielleicht auf der „Wanderung" noch nicht dorthin gelangt[29]). Der „bipolare" Pfeilwurm *Krohnia hamata*[30]) lebt in warmen Meeren in der Tiefe. Von 6 Arten beiden Polen gemeinsamer Copepoden[31]) kommen 5 auch intermediär vor; so tritt z. B. der gemeinste der nordischen Copepoden, *Calanus finmarchicus*, auch im südlichen Teil des Atlantik auf und wurde in der Sargassosee in Tiefen von 650 bis 1500 m gefangen[32]). Unter den Amphipoden[33]) sind einige Arten in Arktis und Antarktis identisch; einige davon, z. B. *Orchomenopsis chilensis*, sind auch in den Tropen im tiefen Wasser nachgewiesen. Von zwei bipolaren Schizopoden (*Boreomysis scyphops* und *Amblyops crozeti*) nimmt Zimmmer[34]) das Vorkommen im Zwischengebiet als wahrscheinlich an. Mollusken gibt es nur solche Arten an beiden Polen gemeinsam, die auch in den warmen Meeren nicht fehlen; als solche seien genannt: die Muscheln *Saxicava arctica*, *Lasca rubra*, *Puncturella noachina*, die Schnecken *Natica groenlandica* und *Dentalium entalis*[35]). Der arktisch und antarktisch vorkommende Hai *Squalus blainvillei*[36]) hat eine halb abyssale Lebensweise. Die Knochenfischgattungen *Lycodes*, *Gymnelis* und *Melanostigma*[37], die beiden Polen gemeinsam sind, haben durch die Tiefsee Zusammenhang.

In anderen Fällen kann aber auch ein solcher unmittelbarer Zusammenhang fehlen, und die Identität der polaren Formen ist zurückzuführen auf konvergente Umbildung von Arten, die im Warmwasser des Zwischengebiets leben. Die durch ihr dickwandiges Gehäuse charakterisierte *Globigerina pachyderma*, die in Arktis und Antarktis gefunden wird, ist eine lokale Abart der im Zwischengebiet verbreiteten *G. dutertrei*, in die sie allmählich übergeht und aus der sie sich durch Einwirkung niederer Temperatur ausbildet[38]). Die Appendicularie *Frittilaria borealis* kommt weltweit verbreitet vor, ist aber in den polaren Meeren durch die identische Varietät *F. b. typica* vertreten[39]). Von

den Flohkrebsen nimmt Chilton[33]) an, daß die Art in den Tropen oft so viel kleiner ist als ihre polaren Vertreter, daß sie als eigene Art beschrieben und der Zusammenhang gar nicht erkannt wurde. Ähnliches mag auch für die Asseln gelten, von denen zahlreiche Gattungen bipolar vorkommen und die arktischen und antarktischen Arten oft kaum zu trennen sind.

Wichtig aber ist es, daß es nicht wenige Gruppen gibt, aus denen bipolare Arten (von offenbar kosmopolitischen abgesehen) nicht bekannt sind. Dahin gehören von Nesseltieren die Aktinarien, die Gorgonarien[40]), die Hydroiden[41]), von Schwämmen die Hexactinelliden[42]), ferner die Stachelhäuter[43]) vielleicht mit Ausnahme des Schlangensterns *Ophiocten sericeum*[44]) und die Brachiopoden[45]). Auch für die Mollusken wird echte Bipolarität in Abrede gestellt. Es ist bezeichnend, daß es sich dabei nur um benthonisch lebende Tiergruppen von geringer Vagilität handelt, vielfach um solche, deren Angehörige festsitzend sind.

Pfeffer[18]) glaubte die große Ähnlichkeit, die vielfach in der Zusammensetzung der arktischen und antarktischen Meeresfauna hervortritt, insbesondere das Vorkommen identischer Arten und Gattungen durch die Annahme erklären zu können, daß in frühtertiären Zeiten bedeutendere Temperaturunterschiede innerhalb der Meere nicht vorhanden waren, sondern eine einheitliche Warmwasserfauna sich von Pol zu Pol ausdehnte, von der, nach Auftreten der Temperaturunterschiede, die jetzigen bipolaren Arten als Relikte an den Polen übrigblieben. Dieser Auffassung schlossen sich zahlreiche Forscher an, z. B. Murray, Théel, A. Brauer, Lohmann. Dagegen blieb die Hypothese auch nicht ohne Widerspruch. Frech[46]) zog ihre paläoklimatologischen Grundlagen in Zweifel. Chun[18]) und Ortmann[18]) wiesen auf die Verbindung der polaren Faunen durch das kalte Wasser der Tiefsee hin, und die zunehmende Kenntnis der Tierwelt des Abyssals hat ihre Voraussetzungen in ausgedehntem Maße bestätigt. Ortmann[47]) faßt den Gegensatz der beiden Theorien scharf dahin zusammen: nach Pfeffers Reliktentheorie ist die Ähnlichkeit der beiden polaren Faunen primär, die Unterschiede sind sekundär; nach der Migrationstheorie sind die Unterschiede primär, die Ähnlichkeit ist sekundär. Das Fehlen bipolarer Arten bei so vielen wenig vagilen Tiergruppen scheint gegen Pfeffers Theorie zu sprechen.

Es ist jedoch nicht ratsam, sich auf eine der beiden Alternativen festzulegen. Die Ähnlichkeit der beiden polaren Meeresfaunen ist kein einheitliches Problem, sondern bedarf von Fall zu Fall der besonderen Untersuchung. Daß die stenotherm kälteliebende oder eurytherme Bevölkerung sich hier erst im Laufe der Zeit entwickelt und durch Auslese aus einer nicht spezialisierten Biocönose gebildet hat, ergibt sich aus den sicheren Anzeichen, die wir für höhere Temperatur der polaren Meere in frühtertiären Zeiten haben (fossile Riffkorallen). Schon durch ähnliche Auslesewirkung mußte der Faunenbestand eine gewisse Ähnlichkeit erhalten. Das zeigt u. a. das Beispiel der Holothurien[48]): jede einzelne Familie nimmt in der Antarktis in ähnlicher Weise an Artenzahl ab wie in der Arktis; aber diese Abnahme ist in

den verschiedenen Familien nicht gleich, sondern sie ist in beiden polaren Faunen am geringsten bei den Cucumariiden, dann folgen die Molpadiiden, dann die Synaptiden, und am stärksten ist die Abnahme bei den Holothuriiden. In ähnlicher Weise zeigen sich bei zahlreichen Gruppen Parallelreihen im Norden und Süden, so bei den Medusen[49]), den Seesternen[50]), den Ascidien[51]) u. a. Das würde durch die Pfeffersche Theorie eine angemessene Erklärung finden.

Die Identität der Arten in beiden polaren Meeren wird aber meist aus dem Zusammenhang des Verbreitungsgebietes durch das Kaltwasser der Tiefsee ihre Erklärung finden, wobei auch „Wanderung", freilich nicht während eines individuellen Lebens, sondern im Verlaufe längerer Zeit, vorliegen kann. Zum Teil aber sind die identischen Arten durch konvergente Umbildung von Arten des Zwischengebiets entstanden, die gar nicht in die Tiefsee hinabgestiegen waren, unter der unmittelbaren Beeinflussung durch die gleichen Lebensbedingungen; dabei kann die Stammform im Warmwasser noch leben (z. B. *Frittilaria borealis*) oder im Kampf mit stärkeren Wettbewerbern ausgestorben sein (*Limacina helicina, Clione limacina*?). Damit erklärt sich leicht, daß identische Arten an beiden Polen bei den pelagischen und vagileren benthonischen Formen nicht selten sind, bei den sessilen und wenig vagilen benthonischen Formen dagegen fast ganz fehlen. Aber auch stärkere Abweichungen der beiden Faunen, wie das Fehlen der Medusengattungen *Aurelia* in der Antarktis und *Desmonema* in der Arktis[49]), oder das Fehlen von arktischen Charaktergattungen von Ascidien[51]) in der Antarktis und umgekehrt, vertragen sich mit solcher Auffassung gut, während sie für die Reliktentheorie Schwierigkeiten machen.

Die physikalischen Verhältnisse der Nebenmeere weichen von denen der Hauptmeere in vielen Punkten wesentlich ab. Den Grund dafür bildet die geringe Durchmischung ihres Wassers mit dem der Hauptmeere; denn durch die ungehinderte Durchmischung werden die Unterschiede in Temperatur und Salzgehalt im allgemeinen stark vermindert. Das liegt an der geringen Breite und besonders Tiefe des Eingangs, durch den sie mit dem Hauptmeer in Verbindung stehen. Diese Enge des Eingangs bewirkt auch weiterhin, daß oft die Gezeitenbewegung in solche Meere nur wenig oder gar nicht eindringen kann und dadurch die Bedingungen für das litorale Tierleben der obersten Stufe andere sind als in den Hauptmeeren. Diese Abweichungen aber treten in den einzelnen Nebenmeeren in sehr verschiedener Kombination auf, so daß in jedem Falle besondere Verhältnisse vorliegen.

Die Besonderheiten der Nebenmeere beziehen sich zunächst auf den Salzgehalt. Der Salzgehalt regelt sich nach dem Zufluß von Süßwasser und nach der Verdunstung. Im Weltmeer zeigen zwar die tropischen Gebiete eine merkliche Steigerung des Salzgehalts infolge gesteigerter Verdunstung; in den polaren Meeren dagegen findet zur Sommerzeit durch die gewaltige Masse der Schmelzwässer bei geringer Verdunstung eine Herabsetzung des Salzgehalts statt. Immerhin be-

tragen die Schwankungen nur 6—7‰, zwischen 31 und 37,9‰ Salzgehalt. In den Nebenmeeren aber kann bei geringem Zufluß und großer Verdunstung der Salzgehalt noch wesentlich höher steigen, z. B. im Mittelmeer an der syrischen Küste auf 40‰, im Roten Meer bei Suez noch höher[52]). Während ferner im Weltmeer am Meeresgrund der Salzgehalt nur zwischen 34 und 35,5‰ schwankt, erreichen diese beiden Nebenmeere auch in der Tiefe 40‰ und mehr, ja bei Suez sogar 42,8‰[52]). Andererseits aber kann in Nebenmeeren mit überwiegendem Zufluß der Salzgehalt weit unter die Grenze desjenigen des Weltmeers sinken, so im Schwarzen Meere auf 18‰, im mittleren Ostseebecken auf 7—8‰, ja im östlichen Abschnitt der Ostsee noch weit tiefer. In den tiefen Stufen der Ostsee ist allerdings der Salzgehalt nicht so stark herabgesetzt wie an der Oberfläche (vgl. die Linien gleichen Salzgehalts, die Isohalinen, auf Abb. 77).

Die Temperaturverteilung in den Nebenmeeren weicht von der im Weltmeer in vielen Fällen stark ab. Zwar ist die Temperatur der Oberfläche nicht sehr von der in den benachbarten Teilen der Hauptmeere verschieden; immerhin finden sich die höchsten vorkommenden Oberflächentemperaturen in Nebenmeeren, im Roten Meer in seinem mittleren Abschnitt mit 34,3° und im persischen Golf mit 35,6°[53]), während im offenen Weltmeer die Sommertemperatur stellenweise auf 29°, an den Küsten und im westlichen Pazifik auf über 30° (bis 32°) steigt. Vor allem aber ist die Temperaturabnahme nach der Tiefe in vielen Nebenmeeren anders als im Weltmeer. Die beständige Temperaturabnahme bis zum Boden und die niedrige Temperatur des Tiefenwassers im Weltmeer erklärt sich ja aus langsamem Zuströmen des dichteren polaren Wassers zu den Tiefen. Wenn aber der Eingang zu einem tiefen Nebenmeer durch eine Schwelle gesperrt ist, also nur geringe Tiefe hat, so kann das kalte Tiefenwasser des Weltmeeres dort nicht eindringen, und die Temperatur hält sich bis zum Meeresboden beständig auf der Höhe, die sie an der unteren Grenze des einströmenden Ozeanwassers hat. Im Mittelmeer, wo die größte Tiefe der Straße von Gibraltar etwa 400 m beträgt, herrscht von 160 bis 200 m abwärts eine gleichmäßige Temperatur von 12,9° im westlichen und 13,8° im östlichen Abschnitt; im Roten Meer ist von etwa 700 m abwärts bis in die größten Tiefen (2190 m) eine Wasserwärme von etwa 21,5° vorhanden, während im Weltmeer in solchen Tiefen durchschnittlich 2,11° herrscht. Ähnlich hält sich in der Sulu-See von 800 m abwärts die Temperatur bis zum Boden (mehr als 4000 m) auf 10,3°.

Die geringe Bewegung im Tiefenwasser vieler Nebenmeere, die ebenfalls durch die geringe Tiefe ihrer Verbindung mit dem Hauptmeer bedingt wird, hat ferner zur Folge, daß in diesen Tiefen der Sauerstoff spärlich ist und sich Stoffe anhäufen können, die für das Tierleben verderblich sind. In den tiefen Mulden der Ostsee, in den Tiefen des Mittelmeeres, besonders des Levantinischen und Ionischen Meeres, und wahrscheinlich ebenso in denen des Roten Meeres ist das Wasser sauerstoffarm und reich an Kohlensäure. Daher ist dort das Tierleben sehr kümmerlich. So fällt für die Tiefen des Roten Meeres

das Fehlen von ptychobranchiaten Ascidien[54]), die außerordentliche Spärlichkeit der Hexactinelliden (nur zwei kleine Arten)[55]) und die geringe Zahl der Muscheln und Schnecken[56]) auf. Im Schwarzen Meere aber, dessen Verbindungsarm an der flachsten Stelle nur etwa 50 m tief ist, herrscht in der Tiefe ein sehr erheblicher Gehalt an Schwefelwasserstoff, schon in 180 m Tiefe etwa 0,33 cm^3 in 1 l, so daß von da ab bis zum Grunde alles Leben fehlt, von anaëroben Bakterien abgesehen.

Weiterhin sind in den Nebenmeeren die Gezeitenbewegungen oft sehr gering. Das gilt nicht allgemein; für das Rote Meer z. B. ist die Fluthöhe 1—2 m; im Mittelmeer dagegen beträgt sie kaum 0,5 m, in der Ostsee bei Jasmund im Mittel 3,6 cm, bei Memel 1 cm. Das denudierte Gebiet ist daher in diesen Meeren sehr gering, und das hat seine Einwirkung auf die Verteilung der Litoralbewohner, vor allem aber auf deren Kostgänger aus der Vogelwelt; Strandvögel finden an solchen Küsten naturgemäß viel weniger Nahrung als an einem bei Niederwasser weithin entblößten Flachstrand und sind daher dort viel spärlicher.

Schließlich wird durch die Abgeschiedenheit der Nebenmeere im Verein mit den besonderen in ihnen herrschenden Bedingungen die Artbildung begünstigt. Es ist daher zu erwarten, daß sich in den Nebenmeeren endemische Varietäten und Arten finden, die mit zunehmender Isolierung zahlreicher sein werden. Vom Mittelmeer und der Ostsee wird in dieser Beziehung unten noch die Rede sein. Im Roten Meer ist die Zahl der Tierarten, die bisher nur von hier bekannt sind, nicht unbedeutend: so 1 Hexactinellide, 35 Muscheln (24 litorale und 11 Tiefenformen) und 21 Schnecken, unter den Krebsen 1 Heuschreckenkrebs (*Squilla massavensis*) und 2 Langschwänze (*Haliporus steindachneri* und *Parapandalus adensameri*) und der Cirripedier *Pyrgoma conjugatum*, sowie 8 ptychobranchiate Ascidien[57]) — weitere Forschungen mögen freilich diese Zahlen noch vermindern. Die Sulu-See enthält trotz ihrer geringen Größe eine bedeutende Zahl eigener, oft sehr distinkter Arten, z. B. 17 endemische Arten macruroider Fische, denen stellvertretende Arten in den benachbarten Meeren entsprechen[58]). Im Caraibischen Meere hat sich aus herabsteigenden Litoralarten eine eigene Tiefenfauna gebildet.

Die Nebenmeere sind bisher nur zum Teil genügend erforscht. Einige aber, wie das Mittelländische Meer und die Ostsee, gehören zu den bestuntersuchten Meeresteilen. Sie mögen daher hier als Beispiele für die besonderen Verhältnisse der Tierbevölkerung, die sich auf Grund der eigenartigen Bedingungen ausgebildet haben, näher betrachtet werden.

Im Mittelmeer überwiegt die Verdunstung den Zustrom an Süßwasser. Im Norden und Osten und in der westlichen Hälfte des Südufers treten die Gebirge nahe an die Küste heran; dadurch wird das Zuflußgebiet sehr gering; der Nil ist der einzige größere Strom, der dorthin mündet. Daher nimmt der Salzgehalt des Wassers zu. Durch die Straße von Gibraltar erfolgt ein gewisser Ausgleich derart, daß eine oberflächliche Schicht warmen Wassers von mittlerem Salzgehalt

aus dem Atlantik in das Mittelmeer einströmt, während ein tieferer Strom von gleichmäßig 13° Temperatur und einem Salzgehalt von über 38‰ in umgekehrter Richtung austritt; die Grenze zwischen beiden liegt in wechselnder Tiefe, im allgemeinen 150—200 m tief[59]). Die oberen Wasserschichten des Mittelmeers werden also beständig durchmischt. Da aber das zuströmende Wasser weniger dicht ist, lagert es sich dem des Mittelmeers auf, und in den tieferen Wasserschichten, von etwa 160 m abwärts, herrscht die mittlere winterliche Oberflächentemperatur von rund 13° bis zum Boden (Abb. 13, S. 161); in der westlichen Hälfte beträgt die Tiefentemperatur zwischen 12,7 und 13°, in der östlichen etwa 13,9°. Dadurch steht das Mittelmeer im schroffen Gegensatz zum Ozean.

So kommt es, daß die Tiefenverbreitung der Tierwelt im Mittelmeer eine ganz andere ist als im benachbarten Atlantik, mit dem es in seiner Tierwelt im übrigen die größte Ähnlichkeit hat. Die Temperaturschranken, wodurch stenotherm wärmeliebende Tiere vom Aufsuchen größerer Tiefen abgehalten werden, fallen vollständig fort. So ist die Zahl der Seesternarten, die hier in die lichtlosen Tiefen hinabsteigen, weit größer als im Atlantik[60]). Alciopiden, die als Warmwassertiere sich im Weltmeer in den oberflächlichen Schichten halten, bringt das Schließnetz im Mittelmeer aus großen Tiefen[61]). Schwimm- und Flügelschnecken (Heteropoden und Pteropoden), die in den Hauptmeeren nicht tiefer als 300—350 m gehen, kommen hier in Tiefen von mehr als 1000 m vor[62]). Appendicularien, im Ozean an die durchleuchtete Stufe gebunden, steigen in Tiefen von über 1000 m hinab; Feuerwalzen (Pyrosomen) fehlen dort unter 400 m, bei Neapel fischte sie Chun[61]) aus 1200 m Tiefe; Salpen, ebenfalls vornehmlich Oberflächentiere, finden sich im Mittelmeer Sommers zuweilen massenhaft (*Salpa maxima*) im Inhalt der von den Fischern gezogenen Grundnetze[63]).

Die hohe Temperatur des Tiefenwassers macht manchen wärmeliebenden stenothermen Tierarten das Überleben im Mittelmeer möglich. Im Golf von Neapel werden in der kalten Jahreszeit eine Anzahl von Fischen nicht gefangen, die im Sommer nicht selten sind, z. B. *Serranus gigas*, *Julis turcica*, *Novacula rostrata*, *Dactylopterus volitans* und *Balistes capriscus*. Erfahrungen im Neapler Aquarium zeigen, daß diese Tiere eine Temperaturerniedrigung unter 12° nicht vertragen; sie werden bewegungslos, sinken zu Boden und sterben bei weiterer Herabsetzung der Temperatur[64]). Danach ist es wahrscheinlich, daß sie sich im Winter in die wärmeren Tiefen zurückziehen. So können sich im Mittelmeer in nicht geringer Zahl tropische und subtropische Formen halten, die durch den südlich abbiegenden Ast des Golfstroms gegen die Straße von Gibraltar getragen werden, wie die Meduse *Charybdea*, die tropischen Randquallen der Gattung *Liriope*, viele Siphonophoren, manche Heteropoden, der Sonnenfisch *Mola mola*, die Schildkröte *Thalassochelys caretta* und manche andere.

Dabei ist aber nicht überall im Mittelmeer das Tiefenwasser genügend sauerstoffreich, um ein regeres Tierleben zu gestatten. An einigen Stellen zwar, z. B. im nördlichen Teil des Balearenmeeres, im

südlichen Abschnitt der Adria, im Agäischen Meer, ist ein lebhafter Abstieg von Oberflächenwasser in die Tiefe nachgewiesen[65]; in anderen Teilen dagegen erscheint das Wasser der Tiefe reich an Kohlensäure und daher so arm an Tierleben, daß Forbes durch seine Untersuchungen dort zu der Annahme kam, die Tiefen der Meere seien überhaupt azoisch.

Im übrigen liegen die Verhältnisse im westlichen Teile des Mittelmeers für das Tierleben günstiger als in der östlichen Hälfte. Für viele Tiergruppen ist eine Abnahme der Artenzahl nach Osten festgestellt; die Adria steht zwischen westlichem und östlichem Abschnitt in der Mitte, ist aber wegen der viel geringeren Größe nicht einfach vergleichbar. Von 24 Seesternen, die im westlichen Abschnitt vorkommen, beherbergt die Adria 16, der Osten nur 14[66]. Von den 7 Arten *Doliolum* des westlichen Teils reichen 4 in die Adria, nur 2 in das östliche Mittelmeer; im ganzen Mittelmeer sind 12 Arten Salpen gefunden worden, davon 10 im westlichen, 6 im östlichen Teil, 5 in der Adria[67]. Schnecken (Prosobranchier) waren nach älteren Zählungen im westlichen Teil 782, in der Adria 536, im Ägäischen Meer 450 Arten vorhanden[68]. Vielleicht ist es die Steigerung des Salzgehalts nach Osten, was diese Abnahme der Artenzahl bewirkt.

Eine noch ungelöste Frage ist es, weshalb manche pelagische Tierformen, die unmittelbar westlich von der Straße von Gibraltar zahlreich gefangen werden, im Mittelmeer nicht vorkommen. Das gilt z. B. für die Fische *Argyropelecus olfersi*, *Vinciguerria sanzoi* und *Myctophum laternatum* und für eine Anzahl Aallarven (*Leptocephalus synaphobranchi pinnati*, *L. latissimus*, *L. lanceolatoides*), während die Larve des Flußaals (*L. brevirostris*) in großen Massen durch die Gibraltarstraße in das Mittelmeer eintritt[69].

Im Mittelmeer sind aus den verschiedensten Tiergruppen, aus benthonisch wie aus pelagisch lebenden, mehr als sonst in Meeresabschnitten von gleicher Größe, Arten festgestellt, die bisher nur hier gefunden worden sind, die also, mit einer gewissen Wahrscheinlichkeit, diesem Meere eigen sind. Dahin gehören u. a. 2 Arten Seesterne (*Astropecten spinulosus* und *A. jonstoni*)[70], der Rankenfüßer *Pachylasma giganteum*[71], 21 Dekapodenkrebse[72], von Salpen *Salpa virgula* und *Doliolum mülleri*, 4 Arten und Varietäten von Appendicularien[73]; unter den Fischen läßt die Sardelle (*Engraulis encrasicholus*) eine eigene Mittelmeerrasse unterscheiden; die Melette (*Clupea papalina*) ist die Mittelmeerform des nordischen Sprotts (*Cl. sprattus*)[74], und die Sardine (*Cl. pilchardus*) bleibt hinter der des Ozeans beträchtlich an Wachstum zurück (Max. 18 cm gegen 26 cm Länge[75]). Die Arten können freilich nur mit Vorbehalt als eigen bezeichnet werden; doch ist die Fauna der französischen und spanischen Küste des Atlantik sowie der Azoren und Canaren im allgemeinen gut bekannt, so daß man wohl für eine Anzahl jener Arten annehmen kann, daß sie in den Nachbarmeeren nicht vorkommen.

Die Ostsee[76] verhält sich in vielen Beziehungen gerade gegensätzlich zum Mittelmeer. Ein ausgedehntes Landgebiet sendet seine

Gewässer in das verhältnismäßig kleine und flache Becken, und der großen Wasserzufuhr steht in diesen Breiten ein verhältnismäßig geringer Verlust durch Verdunstung gegenüber. Daher ist der Salzgehalt niedrig, und es fließen vergleichsweise große Wassermengen in das Weltmeer hinaus, während der Zustrom von dort geringer ist. Da das ausfließende Wasser, infolge des geringeren Salzgehalts, weniger dicht ist, geht der Ausstrom oberflächlich, der Zustrom in der Tiefe vor sich, umgekehrt wie beim Mittelmeer. In den tieferen Schichten ist also das Wasser salzhaltiger (Abb. 77). Der Salzgehalt, auch des Oberflächenwassers, ist am größten in der westlichen Ostsee, nahe der Verbindung mit dem Weltmeer und fern von den großen Süßwasserzuflüssen, und nimmt nach Osten zu mehr und mehr ab. Schon im Kattegatt sinkt er bis auf $15\,^0/_{00}$, erreicht am Ausgang des Sundes und in der Höhe der Darsser Schwelle $8\,^0/_{00}$; etwa in der Linie Öland-Gotland-Ösel verläuft die Isohaline von $7\,^0/_{00}$ und so fort, bis im nördlichen Teil des Bottnischen Busens nur noch $2\,^0/_{00}$ und weniger Salzgehalt im Oberflächenwasser vorhanden ist (Abb. 76).



Abb. 76. Karte der Ostsee: Salzgehalt in Promille in senkrechten, Tiefen in Metern in schrägen Zahlen. Nach K. Brandt.

Daher können nur sehr euryhaline Tiere und Brackwassertiere in der Ostsee leben, zum Teil sogar Süßwassertiere. Im Strelasund zwischen der Insel Rügen und dem Festland werden Hecht, Barsch und einige andere Süßwasserfische gefangen, und im Finnischen und Bottnischen Meerbusen ist deren Artenzahl auf 20 gestiegen. Die Zahl der Meerestierarten nimmt von Westen nach Osten ständig ab (vgl. Tabelle S. 21); so finden sich Dekapodenkrebse im Kattegatt 55, in der Kieler Bucht 9, im Ostseebecken 2, im Finnischen Meerbusen nur 1 Art; von den Annelidengattungen *Nephthys* und *Nereis* enthält die Nordsee mindestens 20 Arten, die westliche Ostsee 9, das Ostseebecken 5, und nur 2 Arten gehen über den 17. Grad östl. L. hinaus[77].

Auch im Plankton gehen Veränderungen vor sich. Die Copepoden werden an Arten- und Stückzahl ostwärts weniger, dagegen nehmen die Wasserflöhe *Podon* und *Evadne* zu, und es tritt als weiteres Cladocer *Bosmina maritima* hinzu, weiter im Nordosten dann auch eine große Anzahl von Rädertieren. Der Salzgehalt von 3,7 ‰ scheint eine Schranke zu setzen, die auch für euryhaline Meerestiere nur schwer zu überschreiten ist; bis dahin gehen nur noch die Seepocke *Balanus improvisus* und das Moostierchen *Membranipora pilosa*.

Viele Einwanderer aus der Nordsee können sich in der Ostsee nicht fortpflanzen und ergänzen sich nur durch stets erneuten Nachschub, z. B. der Copepode *Paracalanus parvus* [78]). Von 11 Arten von Meeresfischen, die der Finnische Meerbusen mit der Nordsee gemeinsam hat, sind neun hier unfruchtbar; nur der Sprott (*Clupea sprattus*) und die Meernadel (*Nerophis ophiodon*) pflanzen sich hier fort. Außer an Artenzahl nehmen die Ostseetiere auch an Größe ab, um so mehr, je weiter ostwärts sie leben (vgl. S. 21); sie wachsen langsamer, und eine Ostseescholle (*Pleuronectes platessa*) von 6 Jahren ist nicht größer als eine dreijährige aus der Nordsee (Heincke).

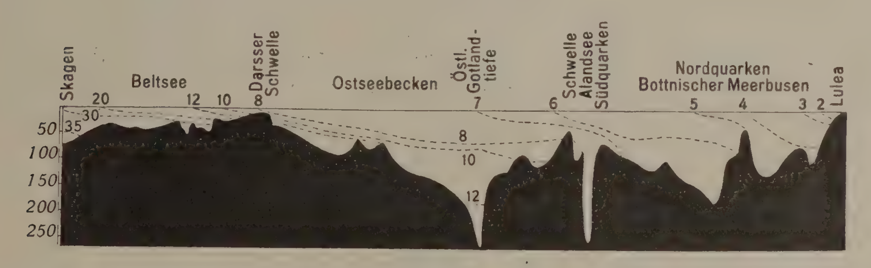


Abb. 77. Längsschnitt durch die Ostsee von Skagen bis Luleå mit Isohalinen (in Promille) nach Ekman; Tiefenangaben (links) in Meter. Aus K. Brandt.

Die Ostsee ist im allgemeinen ein seichtes Meer, das nach Osten an Tiefe zunimmt; die mittlere Tiefe beträgt nur etwa 67 m. An einigen beschränkten Stellen (vgl. Abb. 76 und 77) aber senkt sich der Boden ziemlich tief hinab; die bedeutendste dieser Mulden, südlich von Stockholm, hat 427 m Tiefe, andere bei Götland und den Alandinseln über 200 m; weniger als 200 m Tiefe hat die Danziger Bucht und die Bornholmtiefe. In diesen Mulden geht der Salzgehalt selten unter 12 ‰ herunter. Aber trotzdem gedeiht dort kein reiches Tierleben, sondern es finden sich meist nur vereinzelte Stücke von geringer Größe. In Tiefen von 80 m sind nur 17 Arten von Bodentieren (6 Würmer, 6 Krebstiere, 4 Muscheln, 1 Moostierchen) gefunden, und zwar nur solche, die auch im seichten Wasser vorkommen; in mehr als 94 m Tiefe leben nur noch neun Arten, in über 150 m Tiefe kommen nur noch zwei Würmer (*Harmothoe sarsi* und *Priapulus caudatus*) vor, und von 230 m an fehlt alles Tierleben. Daran kann nicht Abnahme des Salzgehaltes schuld sein; vielmehr kommt es von der geringen Sauerstoffmenge und der Anhäufung von Kohlensäure. Das Wasser in 0—60 m Tiefe enthält 33—34 % O_2, in der Ostgotland-

tiefe in 100 m nur noch 19,5 %, in 200 m sogar nur 6,9 % O_2, und während in 0—60 m Tiefe nur 32—32,4 cm^3 CO_2 in 1 l vorhanden sind, finden sich bei 100 m 36,1 cm^3, bei 200 m 41,2 cm^3. Nur selten, bei anhaltenden östlichen Stürmen, senkt sich der Wasserspiegel im Osten, und dadurch dringt der Unterstrom salzhaltigen, sauerstoffreichen Wassers weiter nach Osten vor und führt den Mulden frisches Wasser zu. Damit wird zeitweilig ein reicheres Tierleben in diesen Tiefen möglich; so wurden im Februar 1904 im Danziger Tief drei Arten Maldaniden gefunden, während sonst in der westlichen Ostsee nur eine Ringelwurmart vorkommt[79]).

Die Ostsee ist in ihrem jetzigen Zustand, geologisch gesprochen, jung. Aus früheren Perioden, wo sie über Ladoga- und Onegasee mit dem Weißen Meere in Verbindung stand, haben sich in ihr noch eine Anzahl Relikte erhalten, z. B. der Sternwurm *Halicryptus spinulosus*, der auch bei Spitzbergen und im Weißen Meer vorkommt, in Nordsee, Skagerak und Kattegatt dagegen fehlt[80]); auch *Mysis oculata*, die als *M. relicta* auch in den benachbarten Süßwasserseen (Wenern- und Wetternsee, Ladoga- und Onegasee) lebt, findet sich in den nordischen Meeren, fehlt aber in der Nordsee. Diesem geringen Alter der Ostsee ist es zuzuschreiben, daß die Zahl der endemischen Arten gering ist. Abgesehen von einigen Fischrassen seien hier die Copepoden *Pseudocalanus elongatus* und *Temora longicornis* genannt.

Die eigenartige Entwicklung der Tierwelt in den Nebenmeeren zeigt besonders handgreiflich, wie sehr die Fauna in ihrer ganzen Zusammensetzung von der Besonderheit der Lebensbedingungen abhängig ist.

Literatur.

1) A. E. Ortmann, Grundzüge der marinen Tiergeographie. Jena 1896, S. 47 ff. J. Meisenheimer in *D. Südpolar-Exp. 9, S. 113 f. — **2**) G. Schott, Oceanographie, in *Erg. D. Tiefsee-Exp. 1, Karte 9. — **2a**) Hensen in *Erg. Plankton-Exp. 1, S. 44. — **3**) *Lohmann, Bevölkerung, S. 14, 233. — **4**) F. Dahl, Verh. D. Zool. Ges. 4, S. 68 ff. — **5**) A. E. Ortmann in *Erg. Plankton-Exp. 2, G^b, S. 1139. — **6**) *Murray and Hjort, Ocean, S. 526. — **7**) H. Angerer, Zool. Anz. 53, S. 63 ff. — **8**) *Murray and Hjort, Ocean, S. 157. — **9**) Ch. Chilton, Trans. R. Soc. Edinburgh 48, S. 460. — **10**) R. v. Willemoes-Suhm nach *Rep. Challenger 11, Isopoda, S. 81. — **11**) *Murray and Hjort, Ocean, S. 520. — **12**) Nature 77, S. 35. — **13**) H. Lohmann, Int. Rev. Hydrob. 5, S. 204 f. — **14**) *Bevölkerung, S. 14. — **15**) J. Hjort, Fiskeri og Hvalfangst i det nordlige Norge. Bergen 1902, S. 27—31. — **16**) nach *Haeckel, Planktonstudien, S. 74. — **17**) *Chun, Tiefen des Weltmeers, S. 368. — **18**) *G. Pfeffer, Verbreitungsverhältnisse. *Chun, Arkt. u. antarkt. Plankton. A. E. Ortmann, ZJb. Syst. 9, S. 571—595. W. Kükenthal, Die marine Tierwelt des arkt. und antarkt. Gebietes. Berlin 1907 (Veröff. Inst. Meereskde., Heft 11). — **19**) Hj. Théel, Kgl. Svenska Vet. Ak. Handlingar 47^I. — **20**) C. Zimmer in *D. Südpolar-Exp. Zoologie 6. — **21**) W. Weltner in *Fauna arctica 1, S. 309. — **22**) H. Lohmann in *D. Südpolar-Exp. Zoologie 1, S. 377. — **23**) J. Meisenheimer in *Erg. D. Tiefsee-Exp. 9, S. 87 ff. — **24**) E. Fauré-Fremiet, Bull. Soc. Zool. France 38, S. 260—271. — **25**) A. Popofsky nach

*Steuer, Planktonkunde, S. 272. — **26**) *Chun, Arkt. u. antarkt. Plankton. — **27**) O. Maas in *Fauna arctica 4, S. 518—523. — **28**) Ch. Gravier, Ref. in Zbl. Zool. Biol. 5, S. 55. — **29**) W. Fischer in *D. Südpolar-Exp. Zoologie 8. — **30**) K. Apstein in *Résumé planctonique 2, S. 174. — **31**) W. Giesbrecht in Résult. Voyage Belgica Zool. 1902. — **32**) F. Dahl, Naturw. Wochenschr., N.F. 7, S. 670. — **33**) Ch. Chilton, Trans. Roy. Soc. Edinburgh 48, S. 460. — **34**) *Fauna arctica 3, S. 489. — **35**) *v. Jhering, Archelenis, S. 277—279. — **36**) *Engelhardt, Selachier, S. 62. — **37**) A. Brauer in *Erg. D. Tiefsee-Exp. 15, S. 348. — **38**) E. Heron-Allen and A. Erland in Brit. Antarct. Exp. („Terra Nova") 1910. Zoology 6, Nr. 2. Ref. in Nature 110, S. 241 ff. — **39**) H. Lohmann, Verh. D. Zool. Ges. 1914, S. 180 f. — **40**) W. Kükenthal, Naturwiss. 4, S. 662. — **41**) E. Jäderholm in *Erg. Schwed. Südpolar-Exp. 5, Nr. 8, S. 3 f. — **42**) E. Topsent, Ref. in Zool. Cbl. 14, S. 102. — **43**) R. Koehler, Ref. in Zool. Cbl. 5, S. 280. Mortensen in *D. Südpolar-Exp., Zool. 3, S. 104. — **44**) J. Grieg in *Fauna arctica 1, S. 281. — **45**) F. Blochmann, Z. f. wiss. Zool., S. 632. — **46**) Jahrb. f. Mineral., Geol. u. Paläont. 1892, 2, S. 324. — **47**) Geogr. Jahrb. 26, S. 476. — **48**) H. Ludwig in *Hamburger Magalhaens. Sammelreise, 2. Heft. — **49**) E. Vanhöffen in *D. Südpolar-Exp., Zool. 2, S. 49. — **50**) H. Ludwig in *Bronns Kl. u. O. 2, S. 721. — **51**) R. Hartmeyer in *Bronns Kl. u. O. 3 Suppl., S. 1677 ff. — **52**) Luksch, Denkschr. Ak. d. W. Wien 69, S. 337—398. — **53**) O. Krümmel in *Handwb. d. Naturwiss. 6, S. 8. — **54**) W. Michaelsen, Denkschr. Ak. W. Wien m.n. Cl. 95, S. 3. — **55**) F. E. Schulze, ebenda 69, S. 311 ff. — **56**) R. Sturany, ebenda 69, S. 255 ff. u. 74. — **57**) Denkschr. Ak. Wiss. Wien 69, 74, 87, 91, 95 (F. E. Schulze, F. Sturany, H. Balss, W. Michaelsen). — **58**) Gilbert and Hubbs, Smithson. Inst. U.S. Nation.Mus. Bull. 100, S. 371. — **59**) B. Helland-Hansen in *Murray and Hjort, Ocean, S. 68. — **60**) H. Ludwig in *Bronns Kl. u. O. 2^3, S. 723 (nach Marenzeller). — **61**) K. Apstein in *Erg. Plankton-Exp. 2, H^b, S. 27 f. C. Chun, Bibl. Zool. 1, S. 24. — **62**) *S. Lo Bianco, Tiefenfischerei, S. 26 f. — **63**) K. Apstein in *Erg. Plankton-Exp. 2, Ea B, S. 47. — **64**) S. Lo Bianco, Mitt. Z. Stat. Neapel 13, S. 697, 706, 714, 720, 732. — **65**) C. F. Drechsel, C.R. 9. Congr. Int. Zool., S. 123—129. — **66**) H. Ludwig in *Fauna u. Flora Neapel 24, S. 441 f. — **67**) Sigl, Denkschrift Ak. Wiss. Wien 88, S. 253 ff. — **68**) P. Fischer, Manuel de Conchyliologie. Paris 1887, S. 146 f. — **69**) J. Schmidt, Nature 109, S. 46. — **70**) H. Ludwig in *Fauna Flora Neapel 24, S. 443. — **71**) A. Gruvel, Monographie des Cirrhipèdes. Paris 1905, S. 199. — **72**) O. Pesta, Die Dekapodenfauna der Adria, S. 473. — **73**) H. Lohmann in *Erg. Plankton-Exp. 2, Ec, S. 97. — **74**) D. Vinciguerra nach *Zool. Jber. 1880, IV, S. 163. — **75**) L. Fage, Arch. Zool. exp. 52, S. 331. — **76**) K. Brandt, Verh. D. Zool. Ges. 7, S. 10—34 und in *Festschr. Komm. wiss. Meeresunters. 1921, S. 76—194. J. Reibisch, Verh. D. Zool. Ges. 24, S. 221—235. A. J. Malmgren, Arch. f. Natg. 1864^1, S. 258—351. K. W. S. Aurivillius, Bihang K. Svenska Vet. Ak. Handl. 21, Afd. IV, Nr. 8. — **77**) A. Heinen, Wiss. Meeresunters. N.F. 13 (Kiel), S. 72 ff. — **78**) M. Oberg, ebenda, N.F. 9, S. 93. — **79**) W. Nolte, ebenda, N.F. 15 (Kiel), S. 70. — **80**) J. Fischer, ebenda, N.F. 16 (Kiel), S. 121.

C. Die Verbreitung der Tiere in den Binnengewässern.

XVI. Die Lebensbedingungen in den Binnengewässern.

Von der Tierbevölkerung des Meeres ist die der Binnengewässer in sehr vielen wichtigen Punkten verschieden. Ganze Tiergruppen, die im Meere häufig sind, fehlen vollständig in den Binnengewässern, so die Stachelhäuter, die Armfüßer (Brachiopoden), die Sternwürmer (Gephyreen), die Tintenfische, die Manteltiere. Andere weichen in Mengenverhältnissen ihres Vorkommens sehr von ihren Verwandten im Meere ab. Meist sind sie in den Binnengewässern selten und ärmer an Arten, wie die Nesseltiere, die Schnurwürmer (Nemertinen), die Ringelwürmer, die hier nur ganz wenige Vertreter haben, oder die Moostierchen (Bryozoen). Nur wenige Gruppen sind in den Binnengewässern formenreicher ausgebildet als im Meere, wie Wimperinfusorien (Ciliaten) und Rädertierchen, oder sind ganz auf die Binnengewässer beschränkt, wie die Amphibien. Es wurde schon früher (S. 31) ausgeführt, daß der Grund für diese Verschiedenheit, vor allem für die geringere Mannigfaltigkeit an Formen und Arten, darin besteht, daß die Binnengewässer durch ihre vom Optimum abweichenden Lebensbedingungen bestimmte Anpassungen verlangen, die nur von verhältnismäßig wenigen Tierformen geleistet werden können.

Die große Verschiedenheit der Lebensbedingungen in den Binnengewässern gegenüber dem Meere hat ihren Grund in der räumlichen und der zeitlichen Beschränktheit der Binnengewässer. Während das Meer riesige Flächen bedeckt und in allen seinen Teilen zusammenhängt, wobei nur die Nebenmeere etwas schärfer abgesondert sind, zerfallen die Binnengewässer in zahllose größere oder kleinere Stücke, die sich über das Festland verteilen wie die Inseln über das Meer und mehr oder weniger isoliert sind. Und während das Meer durch die ganze Dauer der geologischen Entwicklung seinen Zusammenhang wahrscheinlich vollständig gewahrt hat oder höchstens zeitweise in wenige große Abschnitte zerfiel, sind die Binnengewässer im allgemeinen von beschränkter Dauer und entstehen und vergehen in rascher Folge.

Die räumliche Beschränktheit der Binnengewässer äußert sich zunächst in der außerordentlichen Verschiedenheit ihrer Größe. Meist sind sie von geringer Ausdehnung und geringer Tiefe. Wenn man von dem Kaspisee mit seinen 438000 km² absieht, haben alle weniger

als 100000 km² Oberfläche; nur bei 17 Seen übersteigt die Oberfläche 10000 km², die allermeisten sind weit kleiner, und es gibt alle Abstufungen stehender Gewässer bis zu Tümpel und Pfütze. Ebenso wechselt die Tiefe in hohem Maße und ist stets im Vergleich mit dem Meere gering. Während die mittlere Tiefe des Meeres auf 3795 m geschätzt wird, überschreiten nur zwei Seen an ihren tiefsten Stellen 1000 m: der Baikalsee (1523 m) und der Tanganjikasee (1435 m); nur wenige sind tiefer als 400 m, die allermeisten erreichen nicht einmal 100 m größte Tiefe, und bei Teichen, Sümpfen, Tümpeln wird die Tiefe immer kleiner. Ähnliche Abstufungen sind bei fließenden Gewässern vorhanden. Diese kleineren Ausmaße haben zur Folge, daß sowohl die Uferlinie als auch die Bodenfläche im Verhältnis zur Wassermasse viel bedeutender ist als im Meere. Damit verschiebt sich der Umfang des Lebensgebietes für benthonische Lebewesen gegenüber den pelagischen im Vergleich zum Meere sehr wesentlich.

Die räumliche Beschränktheit mit ihren vielen Abstufungen gibt die Erklärung für viele Besonderheiten der Binnengewässer gegenüber dem Meere, die wiederum für die tierische Bewohnerschaft von bestimmendem Einfluß sind.

Überaus groß ist die Verschiedenheit im Chemismus der Binnengewässer. Im Meere gleichen sich, infolge der freien Durchmischung der Wassermassen, die Unterschiede im Gehalt an gelösten Stoffen beständig aus, so daß die Abweichungen nicht über enge Grenzen hinausgehen. Die Binnengewässer dagegen haben fast jedes seinen eigenen Chemismus, entsprechend dem Chemismus ihres Untergrundes und ihres Zuflußgebietes. Ein Ausgleich durch Mischung ist ausgeschlossen. Bei fließenden Gewässern, deren Wasser rasch wechselt und deren Zuflußgebiet im Vergleich zu der Wassermasse, die sie jeweils enthalten, viel ausgedehnter, damit meist auch chemisch mannigfaltiger ist, treten solche Unterschiede weniger hervor, aber sie fehlen auch hier nicht; bei stehenden Gewässern sind sie ganz allgemein.

Die Binnengewässer bestehen allermeist aus sog. Süßwasser, d. h. einem Wasser mit verhältnismäßig wenig gelösten Bestandteilen, besonders mit viel geringerem Kochsalzgehalt, als ihn das Meerwasser hat. So enthält das Wasser des Rheines nur 0,14 Teile NaCl in 1000 Teilen Wasser. Dagegen gibt es nicht wenige Binnengewässer, deren Wasser einen bedeutenderen Kochsalzgehalt hat. Man kennt Salzquellen (bei Artern, Salzungen, Reichenhall usw.), die freilich schnell ausgesüßt werden, wenn sie in andere Wasserläufe einmünden; wo sie aber stehende Wasserbecken speisen, steigert sich durch die Verdunstung der Kochsalzgehalt, und so kommt es zur Bildung von Salzseen. Von solchen spricht man, wenn der Gehalt an NaCl 0,3 g in 1 l übersteigt; er kann aber weit höher sein und erreicht im Aralsee 10,8 g, in den Salzsümpfen von Laneuveville in Lothringen bis 54 g, im Toten Meer 237,5 g in 1 l. In den Salzseen der Steppen, wo durch periodische Regen eine Aussüßung und dann wieder durch langdauernde Verdunstung während der Trockenzeit eine Konzentration stattfindet,

wechselt der Salzgehalt mit den Jahreszeiten und damit auch die Zusammensetzung der Tierwelt.

Das Süßwasser selbst ist aber auch wieder verschieden durch seinen Gehalt an anderen Salzen, besonders an Kalksalzen ($CaCO_3$ und $CaSO_4$) und Magnesiasalzen. Gerade dadurch weicht es sehr vom Meerwasser ab, das nur sehr wenig $CaCO_3$ enthält. Man unterscheidet kalkarme weiche und kalkreiche harte Gewässer. Die Menge des enthaltenen Kalkes ist in den Wässern des Urgebirgs oder des Buntsandsteins sehr gering, in solchen auf Dolomit- oder Kalkuntergrund sehr hoch. Der Kalkgehalt ist mitbestimmend für das Vorkommen von Tieren. So sind die Süßwasserschwämme, die Moostierchen oder das zu den Wasserflöhen (Cladoceren) gehörige Krebschen *Holopedium gibberum* kalkfeindlich. Daher fehlen Spongillen und Bryozoen in Montenegro[1]), und in West-Irland sind die Urgebirgsseen viel reicher an Spongillen als die dortigen Kalkseen[2]); *Holopedium* wird zumeist in den Seen der Urgebirge (Vogesen, Schwarzwald, Böhmerwald, Zentralalpen, Skandinavien, Island, Felsengebirge Nordamerikas) gefunden, nicht aber im Jura und den Kalkalpen. Andererseits begünstigt Kalkreichtum im allgemeinen die Entwicklung der Schnecken und Muscheln. So kommt Neritina in dem kalkreichen Süßwasser der Alandsinseln vor, fehlt aber in den kalkarmen finnländischen Binnengewässern[3]), und die geringe Größe von Schnecken und Muscheln im Viktoria-Nyanza hängt mit dem geringen Kalkgehalt des Wassers zusammen[4]).

Auch andere anorganische Verbindungen sind in manchen Binnengewässern in reichlicher Menge gelöst. So enthält der Púgabach in Ladak (Kaschmir) Borax in Lösung, beherbergt aber trotzdem Krebstiere und Fische[5]). Sarasin fand in Neu-Caledonien in dem stark eisenhaltigen Wasser des „Achtersees" eine Tierwelt, die durch die eiserne Not verkrüppelt war: winzige Krebse und Schnecken, sowie Fische von höchstens 76 mm Länge[6]). In der Sieg, einem Nebenfluß des Rheins, fehlt der Flohkrebs (*Gammarus*) vollständig, wohl infolge seiner Empfindlichkeit gegen den Eisengehalt des Wassers[7]). Dem Ulmener Maar in der Eifel fehlt in der Tiefe alles Tierleben, weil dort eine Mineralquelle entspringt[8]). Auch Schwefelwasserstoff ist zuweilen dem Wasser der Binnenseen beigemischt und wirkt dort ebenso lebensfeindlich wie in abgeschlossenen Meeresbecken (vgl. S. 184). So ist der Ritomsee im Val Piova (Kanton Tessin) durch H_2S-haltiges Mineralwasser in Tiefen von 13 m abwärts für Lebewesen unbewohnbar, und von den in den oberen Schichten lebenden Tieren sind solche Arten benachteiligt, die periodisch die Tiefen aufsuchen, deren Dauereier z. B. zu Boden sinken[9]); ähnlich im Cadagno-See des Val Piova.

Andere Binnengewässer wieder, stehende wie fließende, zeichnen sich durch ihren Gehalt an organischen Stoffen aus. Das Wasser der Torfmoore, der ihnen entströmenden Bäche und der von solchen gespeisten Seen (z. B. der schottischen Lochs) und das Wasser von Flüssen, die durch ausgedehnte sumpfige Urwaldgebiete fließen, enthält in besonders reicher Menge Humusstoffe, die ihm eine dunkle,

schwarzbräunliche Färbung geben (schwarzer See des Böhmerwaldes, zahlreiche Rio Negro Südamerikas). Der Gehalt an Humusstoffen macht dies Wasser für viele Tiere unbewohnbar. Durch Aufnahme vieler schmutziger Steppen- und Morastgewässer wird das Wasser des Obj-Flusses in der Ebene, besonders unter dem Verschluß der Eisdecke, sogar faulig und stinkend, so daß verschiedene Wanderlachse, die im O und W vom Obj vorkommen, diesen Fluß meiden, und der Standlachs Lenok (*Salmo coregonoides*) nicht im Hauptfluß selbst, sondern nur in den Gebirgszuflüssen vorkommt [10]).

Durch die Nähe menschlicher Ansiedlungen tritt oft eine Verschmutzung der Binnengewässer ein, hauptsächlich durch organische Stoffe, die ihren Einfluß auf die Tierwelt so deutlich zeigen, daß der Grad der Verschmutzung geradezu aus der Zusammensetzung der Fauna abgelesen werden kann. Durch den Zerfall reichlicher hochmolekularer organischer Verbindungen tritt eine Abnahme des Sauerstoffs, eine Bildung von Schwefelwasserstoff und Schwefeleisen und eine Anreicherung mit Kohlensäure ein. In solchem Wasser gedeihen nur wenige Arten, Polysaprobien, meist Protozoen, und zwar vorwiegend Geißeltierchen (Flagellaten), von Metazoen nur der Schlammwurm *Tubifex* und die Larven der Schlammfliege (*Eristalis*), diese beiden aber in großer Stückzahl. Weiter abwärts von der Verschmutzungsstelle, wo die Eiweißstoffe schon zu Aminosäuren u. a. abgebaut werden und durch grüne Pflanzen Sauerstoff entwickelt wird, leben die Mesosaprobien: sehr reichlich Protozoën, zahlreiche Würmer und Rädertiere, von Weichtieren die Kugelmuschel (*Sphaerium corneum*), von Krebsen die Wasserassel, und schließlich eine Anzahl Insektenlarven; später treten als Oligosaprobien auch noch der Flohkrebs (*Gammarus*) und niedere Krebschen auf, sowie eine Anzahl Fischarten. Schließlich, in praktisch reinem Wasser, kommt der Flußkrebs (*Potamobius*) hinzu.

Auch der Sauerstoffgehalt wechselt in den Binnengewässern mannigfach. Von den fließenden Gewässern enthalten die Gebirgsbäche, deren Wasser beim spritzenden Überspringen der Felsblöcke reichlich mit Luft in Berührung kommt, ein Höchstmaß von Sauerstoff; im Unterlauf der Flüsse ist die O-Menge geringer und steht mit dem größeren oder geringeren Reichtum an O_2-erzeugenden pflanzlichen und O_2-zehrenden tierischen Wasserbewohnern im Zusammenhang, sowie mit der Verschmutzung durch Abwässer; in der Elbe bei Hamburg schwanken die O_2-Mengen zwischen 4 und 8,8 cm^3 in 1 l [11]). In stehenden Gewässern kommt für die Aufnahme des Sauerstoffs aus der Luft nur die verhältnismäßig kleine glatte Oberfläche in Betracht; dagegen kann ihr Wasser durch die O-Abgabe assimilierender Pflanzen tagsüber oft mit Sauerstoff sogar übersättigt sein und bei 18° zwischen dichtem *Potamogeton* 9,4 cm^3, zwischen *Spirogyra* sogar 9,6 cm^3 (statt 7 cm^3 bei normaler Sättigung) in 1 l enthalten [12]). Das Tiefenwasser mancher Seen ist so O_2-reich wie das der Oberfläche, z. B. in den Alpenrandseen und den klaren Eifelmaaren; bei anderen dagegen ist die Tiefe O_2-arm, vor allem in flachen Seen mit schlammigem Grund, z. B. dem Furesee in Dänemark. Das ist natürlich von den wichtigsten

Folgen für das Bodentierleben (vgl. S. 355). Durch den O_2-Gehalt des Wassers wird nach Roule[1]) auch das Aufsteigen des Lachses und der Seeforelle (*Trutta lacustris*) geregelt; sie treten nur in Gewässer mit höherem O_2-Gehalt ein. So hat der See von Nantua zwei Zuflüsse, deren einer bedeutend reicher an O_2 ist als der andere; die Seeforelle benutzt nur den ersteren für den Aufstieg zum Laichen.

Wie der Chemismus der Binnengewässer, so werden auch die Temperaturverhältnisse durch die räumliche Beschränktheit dieser Gewässer überaus wechselvoll gestaltet, viel mehr als das im Meere der Fall ist. Die geringe Tiefe vieler Binnengewässer ermöglicht eine schnelle und intensive Erwärmung bei Tage, aber auch eine ebenso schnelle Abkühlung bei Nacht, so daß sich starke Temperaturschwankungen ergeben, die, unter sonst gleichen Bedingungen, um so bedeutender sind, je flacher ein Gewässer ist. Diese Schwankungen sind zwar nicht so groß wie in der atmosphärischen Luft, aber doch weit größer als im Meerwasser. Wie die täglichen Schwankungen, so sind auch die jahreszeitlichen sehr bedeutend, und es kann in äußersten Fällen bis zur Austrocknung oder dem völligen Ausfrieren der Gewässer kommen, womit natürlich wieder eine bestimmt gerichtete Auslese der Bewohner einhergeht.

Von maßgebendem Einfluß für die Temperaturgestaltung in den Binnengewässern ist die Tatsache, daß reines Wasser bei $+ 4^0$ am dichtesten ist. Dadurch wird in den gemäßigten und kalten Zonen ein Verhalten bedingt, das für das Ausdauern der Süßwassertierwelt während der kalten Zeit von größter Bedeutung ist. Wenn die oberflächlichen Schichten sich abkühlen, werden sie schwerer als das wärmere Wasser unter ihnen und sinken unter, wofür wärmeres Wasser an die Oberfläche steigt; das geht so lange fort, bis die ganze Wassermasse auf 4^0 abgekühlt ist. Weitere Abkühlung aber macht das Wasser weniger dicht, so daß das Oberflächenwasser nicht weiter untersinkt; schließlich bildet sich eine Eisdecke, unter der zunächst etwas tiefer temperierte Schichten bleiben, in der Tiefe aber erhält sich die Temperatur auf $+ 4^0$. Die Eisdecke selbst bildet wieder einen Schutz, der weitere Abkühlung verzögert. Daher kommt es, daß Gewässer von wenigen Metern Tiefe selbst in polaren Gürteln kaum jemals bis zum Boden gefrieren. Die eigentümliche Wärmeschichtung, die sich in Teichen und Seen infolge des Niedersinkens des abgekühlten Oberflächenwassers ergibt, soll weiter unten eine genauere Erörterung finden.

Auch die Lichtversorgung der Binnengewässer wird durch ihre räumliche Beschränktheit wesentlich beeinflußt. Nur wenige dieser Gewässer sind tiefer als 300—400 m; die meisten sind flacher als 30 bis 40 m. Aber auch bei den tieferen ist die flache Uferregion, im Verhältnis zu der geringen Flächenausdehnung, unendlich viel reicher entwickelt als beim Meere. So kann das Licht bei vielen von ihnen bis auf den Boden dringen und ermöglicht das Gedeihen eines reichlichen im Boden wurzelnden Pflanzenwuchses. Durch die Wurzeln der Pflanzen werden die mineralischen Bestandteile des Bodens viel gründ-

licher erschlossen, als wenn sie nur durch das darüberstehende Wasser ausgelaugt werden; sie können in viel höherem Maße für die Erzeugung organischer Substanz ausgenutzt werden. Dadurch wird, unter sonst günstigen Bedingungen, eine weit reichere Entwicklung des Lebens möglich. Dazu kommt, daß im Süßwasser Gefäßpflanzen in größerer Formenfülle gedeihen als im Meere; auch sind diese weicher und als Nahrung für Schnecken und Insektenlarven leichter zugänglich als Landpflanzen, weil sie keinen Schutz gegen das Vertrocknen und weniger mechanisch stützendes Gewebe brauchen; sie zerfallen deshalb nach dem Absterben schneller und liefern Nahrung für die Detritusfresser. Daher ist im allgemeinen das Süßwasser auch mit Lebewesen viel dichter bevölkert als das Meer. Lohmann[14]) vergleicht die Höchstwerte der Fänge an Nannoplankton im Tropenmeer, in der kühlen Hochsee, an der Küste der Kieler Bucht und im Süßwasser und bekommt das Verhältnis 1:10:988:9017! Der Dobersdorfer See (Holstein) lieferte auf 1 m^3 Wassermasse 217,5 cm^3 Plankton[15]), während im Meere auf die gesamte Wassermasse unter 1 m^2 Oberfläche nur 150—180 g organische Substanz kommen.

Die Mannigfaltigkeit der Lebensbedingungen in den Binnengewässern wird außerdem noch vermehrt durch die Verschiedenheit in den Bewegungszuständen des Wassers. Vom schäumend herabstürzenden und von Fels zu Fels springenden Bergbach bis zum träge fließenden Strom der Ebene finden sich alle Übergänge, und die stehenden Gewässer werden, wenn sie größere Ausdehnung besitzen, nicht selten durch den Wind in lebhafte Wellenbewegung versetzt und branden kräftig an ihre Ufer. Nur Gezeitenbewegungen, wie sie das Meer hat fehlen. Aber wie im Meere, so übt auch in den Binnengewässern die Wasserbewegung einen bestimmenden Einfluß auf die Auslese unter den Bewohnern aus. Man unterscheidet rheophile Tiere, die einer mehr oder weniger starken Strömung angepaßt sind, von limnophilen, die nur im ruhigen Wasser gedeihen.

Diese vielerlei Abstufungen in Chemismus, Thermik, Lichtzufuhr und Wasserbewegung können sich in den einzelnen Binnengewässern wieder mannigfach kombinieren. Es kann kein Zweifel sein, daß die weitgehende Abwechslung der Lebensbedingungen in den Binnengewässern hauptsächlich eine Folge von deren räumlicher Beschränktheit im Vergleich zum Meere ist. Die zahllosen Möglichkeiten besonderer Abänderungen unter der unmittelbaren Einwirkung der Umwelt bedingen einen gewaltigen Formenreichtum bei den Tieren, und dieser wird noch wesentlich gefördert durch die überaus tiefgreifende Isolation Die stehenden Gewässer sind ja vielfach völlig abgeschlossen und bilden mit ihren Zuflüssen häufig ganz gesonderte Systeme. Die fließenden Gewässer hängen zwar in weiterer Ausdehnung zusammen; aber die einzelnen Flußsysteme sind durch Wasserscheiden voneinander getrennt; und wenn sie auch alle in das Meer münden, so bildet doch dieses durch seinen Salzgehalt eine unüberwindliche Schranke für die meisten ihrer Bewohner. Aber der Formenreichtum der Tiere ist in den Binnengewässern von anderer Art als im Meere. Im Meere findet

sich eine viel größere Menge verschiedener Baupläne, innerhalb deren jedoch die einzelnen Arten oft über weite Strecken identisch ausgebildet sein können. In den Binnengewässern ist die Zahl der Typen beschränkt; aber innerhalb der einzelnen Arten herrscht, wenigstens bei den wenig vagilen Formen, eine oft schrankenlose Variabilität, so daß man häufig sagen kann „so viele Fundorte, so viele Formen". Da diese Variabilität für die Tiere der Binnengewässer, vor allem auch des Süßwassers, so überaus kennzeichnend ist, so mögen hier noch einige Beispiele den auf S. 78 f. angeführten zugefügt werden.

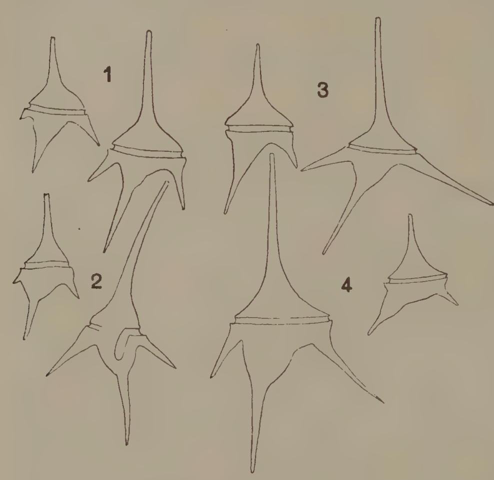


Abb. 78. *Ceratium hirundinella*, kleine und große Formen im gleichen See nebeneinander. 1) Untersee; 2) Vierwaldstätter See; 3) Langensee; 4) Comer See. Nach H. Bachmann.

Bei *Ceratium hirundinella* (Abb. 78), einem gepanzerten Geißelinfusor, wechseln 3- und 4hörnige Formen, und die Größe schwankt in weitesten Grenzen, zwischen 92 μ im Comer-See und 707 μ im Schwendi-See. List[16]) fand, daß jeder Teich seine bestimmte Lokalrasse hat, die durch die Verhältniszahlen der Hornlängen gekennzeichnet ist, und daß ein großer Unterschied besteht, je nachdem *Ceratium* in seichten (2—4 m) oder tiefen (4—16 m) Teichen vorkommt; er konnte durch Versuche zeigen, daß dies auf unmittelbarer Bewirkung durch die Umgebung beruht[17]). Wie bei uns die Schnecken- und Muschelarten von Teich zu Teich, von einem Flußsystem zum anderen variieren, so enthält auch in Celebes jeder See eigene Lokalformen von Melaniiden und Corbiculiden[18]), und jedes der patagonischen Flußsysteme, die besonders wirksam isoliert sind, enthält eine eigene Reihe von Mollusken, die in hohem Grade artlich oder nach Rassen von denen der anderen Flüsse unterschieden ist[19]). Glänzende Beispiele für die endlose Variation bei Arten der Binnengewässer bieten niedere Krebstiere. Das Salzkrebschen *Artemia salina* ändert so sehr ab, daß nahezu jeder Fundort seine eigene Rasse beherbergt[20]). Zahlreiche Arten von Wasserflöhen (Cladoceren) aus verschiedenen Gattungen zeichnen sich durch reiche Varietätenbildung aus. Bei *Bosmina coregoni* unterscheiden sich die Endformen durch eine große Anzahl von Merkmalen, sind aber lückenlos durch Übergangsformen von verschiedenen Fundorten verbunden[21]). In der Gattung *Daphne* mußten 28 Formen, die zuvor als besondere Arten beschrieben waren, zu der Art *D. longispina* vereinigt werden (Lilljeborg, Keilhack u. a.); ähnlich variabel sind andere Arten[22]). Auch für die afrikanische Süßwasserkrabbe *Telphusa perlata* berichtet Weber[23]) von solchen lokalen Varietäten. Wie die Felchen (*Coregonus*) von See zu See besondere

Merkmale aufweisen, so variieren auch Bachforelle (*Trutta fario*) und Seeforelle (*Tr. lacustris*) erheblich, und diese beiden Formen sind so durch Übergänge verbunden, daß sie von Lunel und Fatio zu einer Art vereinigt werden[24]). Ebenso hat die amerikanische Forelle (*Salmo mykiss* + *S. gairdneri*) eine Unmenge von Unterarten und Standortsformen[25]). Von den Salmoniden *Galaxias* hat in Australien fast jeder Fluß seine eigene Varietät[26]). Sehr ausgiebig ist auch die lokale Abänderung bei dem amerikanischen Weißfisch *Leuciscus balteatus*[27]), und wohl auch bei den *Tetragonopterus*-Arten von Mittel- und Südamerika.

Obgleich also bei vielen Bewohnern der Binnengewässer die Umbildungen außerordentlich lebhaft sind und mit reichlichem Auftreten von Varietäten und Lokalformen die Grundlagen für die Artbildung im weitesten Umfange gegeben sind, zeigt doch die Tierwelt der Binnengewässer über die ganze Erde hin eine auffällige Ähnlichkeit; überall kehren neben regional besonderen Arten und neben Gattungen von beschränkter Verbreitung weltweit verbreitete Formen wieder, die Weber als universelle jenen regionalen Süßwassertieren gegenüberstellt (s. oben S. 32). Durch die überraschend große Anzahl solcher weitestverbreiteten Arten, die vielen Untersuchern (z. B. Bates, Belt, Bürger, Cooke, Darwin, v. Martens, Weber) aufgefallen ist, steht die Süßwassertierwelt in schroffem Gegensatz sowohl zu der Tierwelt des Meeres wie zu der der Luft. Das gilt freilich nicht für die Gesamtheit der Bewohner der Binnengewässer; es wurden ja schon den universellen Süßwassertieren regionale gegenübergestellt, deren Verbreitung viel mehr Ähnlichkeit hat mit der der Lufttiere. Besonders die Wirbeltiere (Ganoiden, Lurchfische, Welse, Labyrinthfische, Schwanzlurche) und höheren Krebse (Palaemoniden, Astaciden, Süßwasserkrabben) zeigen solche regionale Beschränkung, aber auch manche niedere Krebse (z. B. die Centropagiden unter den Copepoden, die Muschelkrebse). Doch wird damit die Besonderheit in der Verbreitung der übrigen Süßwassertiere nicht gemindert. Oben wurde versucht (S. 82f.), eine Erklärung dafür zu finden in der zeitlichen Beschränktheit der Binnengewässer. Es genügt hier darauf zu verweisen.

Wie bei der Tierwelt des Meeres, so kann man auch bei den Tieren der Binnengewässer zwischen Bodentieren und solchen des freien Wassers unterscheiden. Es ist das natürlichste, für diese beiden Gruppen wie dort die Bezeichnung benthonische und pelagische Tierwelt beizubehalten; doch hat man vielfach für die Bodenorganismen des Süßwassers den Namen Pedon eingeführt, und statt pelagisch braucht man bei Süßwasserformen oft die Bezeichnung limnetisch. Unter den benthonischen Tieren unterscheiden wir auch im Süßwasser solche des Ufers und solche größerer Tiefe, litorale und profunde, wobei die Tiefe von der Grenze des Pflanzenwuchses an gerechnet wird. Diese Grenze wechselt mit der Durchsichtigkeit des Wassers und kann schon bei 7 m Tiefe beginnen, aber auch erst bei 30 m liegen. Da nur wenige Binnengewässer so tief sind, daß keine nachweisbaren Lichtmengen den Boden erreichen, so kommt eine eigentliche

Dunkelschicht mit einer abyssalen Tierwelt nur in den wenigen Seen vor, die eine Tiefe von über 400 m erreichen, also besonders im Baikalsee und im Tanganjikasee. So sind denn auch die Riesenplanarien und der pigmentlose Fisch *Comephorus baikalensis* echte abyssale Süßwassertiere. In der pelagischen Tierwelt der Binnengewässer unterscheiden wir das „willenlos“ treibende Plankton von dem selbständig und unabhängig von der Wasserbewegung schwimmenden Nekton, dem hier nur Wirbeltiere angehören.

Die benthonische Tierwelt des Süßwassers unterscheidet sich kaum durch grundsätzliche Verschiedenheiten von den entsprechenden Meeresbewohnern, es sei denn das eine, daß an der Unterlage festsitzende Tiere, die im Benthal des Meeres so zahlreich vertreten sind, fast ganz fehlen, mit Ausnahme einiger Wimperinfusorien, des Süßwasserpolypen *Hydra*, der Baumauster *Aetheria* und einiger festgehefteter Insektenlarven. Es mag das daran liegen, daß für festsitzende Tiere die Einwanderung in die Flußmündungen entgegen der Strömung sehr erschwert ist. Anders die pelagische Tierwelt des Süßwassers. Das Süßwasserplankton hat zwar mit dem des Meeres weitgehende Besonderheiten gemein, die das Schweben im Wasser erleichtern. Wie das Benthal, so ist auch die pelagische Tierwelt formenärmer als im Meer, da ja viele Baupläne im Süßwasser völlig fehlen; aber wenn sie qualitativ ärmer ist, so ist sie doch quantitativ bedeutend reicher. In der Zusammensetzung des Süßwasserplanktons fällt im Vergleich zum Meeresplankton das fast völlige Fehlen von Larven und Eiern auf. Planktonische Larven hat nur die durch die Schiffahrt ins Süßwasser eingeschleppte Dreiecksmuschel (*Dreyssena polymorpha*); außerdem sind die Flimmerlarven der Bothriocephalen und die Nauplien mancher Copepoden zu nennen. Im freien Wasser treiben auch die Dauerkeime (Statoblasten) mancher Moostierchen, die Subitaneier mancher Rädertiere (Bipalpen u. a.) und die Dauereier einiger Cladoceren (*Leptodora*); die Adhäsionsfähigkeit dieser kleinen Körper an der Wasseroberfläche bietet den Vorteil, daß diese vom Winde in die Uferregion getrieben werden, wo sie eine der Entwicklung förderliche erhöhte Temperatur finden[28]). Tychoplanktonisch werden durch die Wellenbewegung im flachen Wasser dem Plankton zuweilen die Glochidienlarven der Teich- und Flußmuscheln (*Anodonta, Unio*) und die benthonischen Larven der Zuckmücke (Tendipediden) beigemischt.

Der Eindruck des Süßwasserplanktons wird noch dadurch wesentlich beeinflußt, daß die obere Größengrenze der Planktonten viel niedriger liegt als im Meere. So große Planktonwesen wie Medusen, Siphonophoren, Rippenquallen, Schwimm- und Flügelschnecken (Heteropoden, Pteropoden), Alciopiden und viele Pfeilwürmer (Chaetognathen) kennt man im Süßwasser nicht. Die genannten Formen sind fast durchweg sog. Glastiere, deren Körper außerordentliche Mengen Wasser enthält und dadurch bedeutend an Masse gewinnt. Reichliche Aufnahme von Süßwasser in den tierischen Körper ist aber ohne Schädigung des Organismus nicht möglich (vgl. S. 29f.). Nur in wenigen Fällen kennen wir bei Süßwassertieren Gallertbildungen; aber dann

sind es leblose Teile des Körpers, die so aufgequollen sind, z. B. die Schalenhülle bei dem Wasserfloh *Holopedium* (Abb. 79) und bei einigen Rädertieren (Abb. 80). Oberflächenvergrößerung durch fadenförmige Pseudopodien, wie sie bei Radiolarien und Foraminiferen im Meere als Schwebemittel dient, kommt bei Süßwassertieren nicht vor, weil bei so gewaltig vergrößerter Oberfläche die Menge des eindiffundierenden Süßwassers zu groß sein müßte. Aber auch andere Planktontiere, die kein Gallertgewebe besitzen, erreichen im Meere bedeutendere Ausmaße als im Süßwasser. Auch die größten Copepoden des Süßwassers erreichen nicht die Ausmaße ihrer Sippenverwandten im Meere, etwa eines *Calanus finmarchicus* oder einer *Sapphirina* mit 4—5 mm

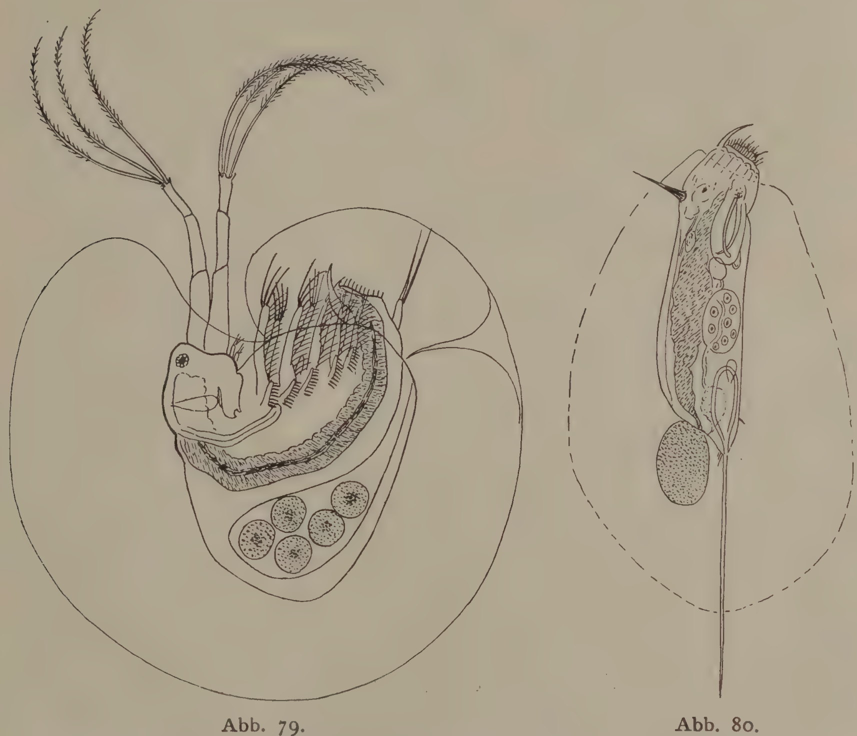


Abb. 79. Abb. 80.

Abb. 79. *Holopedium gibberum*. Vergr. 14fach. Nach A. Frič und V. Vávra.
Abb. 80. *Mastigocerca setifera* in ihrer Gallerthülle. Vergr. 130fach. Nach R. Lauterborn.

Länge. Das hat seinen Grund in der viel geringeren Dichte und damit geringeren Tragfähigkeit des Süßwassers gegenüber dem Meerwasser [29]. Auch findet sich in den Skeletten der Süßwasserplanktonten fast niemals Kalk. Planktontiere, die ihre Eier mit sich tragen, haben deren weniger als ihre Verwandten im Ufergürtel; die Eisäckchen von *Diaptomus gracilis*, *Cyclops strennus* und *C. leuckarti* enthalten nur 4—5, höchstens 7 Eier, ähnliches gilt für Eier und Junge im Brutraum pelagischer Cladoceren im Vergleich zu litoralen [30]. Das größte Tier des Süßwasserplanktons, die bis 15 mm lange Larve der Buschhornmücke (*Corethra plumicornis*, Abb. 102) besitzt zwei Paare luftgefüllter

Tracheenblasen, die ihr das Schweben im Wasser ermöglichen. Die untere Größengrenze aber dürfte für Süßwasserplanktonten die gleiche sein wie für die des Meeres; man findet hier wie dort ein Zwergplankton.

Reicher als im Meere sind im Süßwasser die sekundären Bewohner dieses Mediums entwickelt, die vom Luftleben wieder zum Wasserleben übergegangen sind; sie stammen aus der Reihe der Schnecken, der Insekten, der Spinnentiere und der Wirbeltiere. Die Bedingungen der Bewegung im Wasser und die Notwendigkeit, sich den zum Leben notwendigen Sauerstoff zu verschaffen, hat gar manche konvergente Bildungen entstehen lassen, z. B. die flache scharfkantige Körpergestalt bei Wasserkäfern (Dytisciden und Hydrophiliden) und Wasserwanzen (Naucoris), die durch Borstenreihen verbreiterten Ruderbeine bei Käfern und Wanzen, das Mitführen von Luft an den behaarten Bauchflächen bei manchen Käfern (*Hydrophilus*) und Wanzen (*Notonecta*), die Entwicklung langer, zur Wasseroberfläche reichender Atemröhren bei Flachwassertieren wie manchen Wasserwanzen (*Nepa*, *Ranatra*) und der sog. Rattenschwanzlarve der Schlammfliege (*Eristalis*). Manche Wirbeltiere, die im Wasser hauptsächlich ihre Zuflucht vor Hitze und Feinden und ihr Jagdrevier finden, zugleich aber amphibisch auch außerhalb des Wassers leben, haben eine eigenartige Ähnlichkeit dadurch bekommen, daß sie ins Wasser untertauchen können bis auf die Nasenlöcher, die als Atemweg dienen, und die Augen, die zum Sehen in der Luft eingerichtet sind, aber bei dem viel höheren Brechungsindex des Wassers nicht einfach dem Sehen unter Wasser angepaßt werden können: so liegen denn bei solchen amphibischen Formen, wie Froschlurchen, Krokodilen und Nilpferd, Augen und Nasenlöcher so, daß sie die übrige Fläche des Kopfes überragen (Abb. 81); man könnte dazu noch als ähnliche Anpassung den amphibischen Meeresfisch *Periophthalmus* (vgl. S. 206 und Abb. 33) stellen.

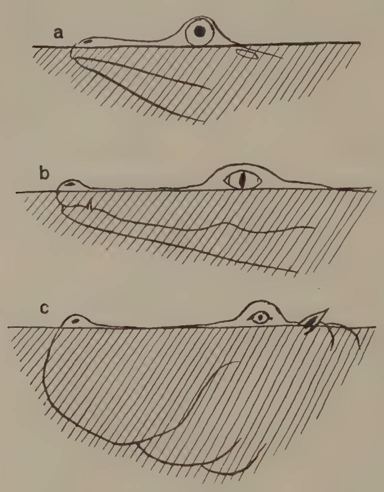


Abb. 81. Kopf von Frosch, Krokodil und Flußpferd als Beispiel konvergenter Umbildung in Anpassung an das amphibische Leben.

Literatur.

1) A. Mrazek, SB. Böhm. Ges. Wiss. 1903, S. 24. — 2) J. Stephens, Proc. Irish Acad. 31; Ref. in Zbl. Zool. Biol. 1, S. 104. — 3) V. A. Korvenkontio, Intern. Rev. Hydrob. 4, S. 521. — 4) L. Germain, ebenda 2, S. 322. — 5) H. v. Schlagintweit, Bayr. Fischerei-Ztg. 4, S. 15 f. u. 22 f. — 6) *F. Sarasin, Neu-Caledonien 1917, S. 207 f. — 7) H. H. Wundsch, Z. f. Fischerei 16, S. 186 ff. — 8) A. Thienemann, Festschr. 84. Vers. D.

Natf. Ärzte Münster 1912, S. 160—174. — 9) G. Burckhardt, Verh. Schweiz. Natf. Ges. 93. Vers. Basel 1910, Bd. 1, S. 302 f. — 10) *v. Middendorf, Sibir. Reise 4[2], S. 1167. — 11) R. Volk, Verh. Naturw. Ver. Hamburg (3) 15, S. 29. — 12) E. Seydel, Mitt. Fischerei-Ver. Prov. Brandenburg 4, S. 113—117. — 13) C.R. 163. — 14) *H. Lohmann, Bevölkerung, S. 252 f. — 15) *Apstein, Süßwasserplankton, S. 91. — 16) Arch. f. Hydrob. 9, S. 81—126. — 17) Arch. f. Entw.-Mech. 39, S. 375 ff. — 18) J. H. Kruimel, Bijdr. tot de Dierkunde Afl. 19, S. 217—235. — 19) H. A. Pilsbry, Rep. Patagonian Exp. Princetown Univ., Vol. 3[2], S. 513—633. — 20) M. Samter and R. Heymons, Abh. Ak. Wiss. Berlin 1902. — 21) F. E. Rühe, Monographie des Genus Bosmina. Zoologica 25, 1912. — 22) E. Wagler, Zoologica 26 (Heft 67), S. 337 f. — 23) ZJb. Syst. 10, S. 156. — 24) *Goeldi, Tierwelt der Schweiz, S. 578 f. — 25) *Jordan and Evermann, Fishes, S. 487—500. — 26) A. H. L. Lucas, Proc. Roy. Soc. Victoria 9 (N. S.), S. 34—53. — 27) *Jordan and Evermann, Fishes, S. 238 f. — 28) C. Wesenberg-Lund, Int. Rev. Hydrob. 2, S. 424—448. — 29) C. Wesenberg-Lund, Int. Rev. Hydrob. 2, S. 231. — 30) B. Hofer, Schriften Ver. Gesch. Bodensees 28, Anhang, S. 15.

XVII. Die fließenden Gewässer.

Die Binnengewässer werden in erster Linie nach der Bewegung des Wassers in fließende und stehende eingeteilt. Doch empfiehlt es sich, solche Gewässer, deren Wasser bestimmte Stoffe, wie Kochsalz, Bittersalz, Humusstoffe u. a., in größeren Mengen gelöst enthält, wegen der vielen Gemeinsamkeiten ihrer Tierbevölkerung gesondert zu betrachten, und ebenso neben den Taggewässern die unterirdischen Gewässer, wie Höhlengewässer, Brunnen und Grundwasser, für gemeinsame Betrachtung auszuscheiden, so daß zunächst nur das sog. Süßwasser berücksichtigt wird.

Zwischen der Bewohnerschaft der fließenden und stehenden Gewässer sind gewisse regelmäßig wiederkehrende Unterschiede vorhanden, die eine Sonderung beider notwendig machen. Der Unterschied in der Ausdehnung, die Wasserbewegung, die verschiedenartigen Tiefenverhältnisse und die andersgestaltige Thermik bewirken eine Anzahl von Abweichungen, die in extremen Fällen sehr groß werden. Allerdings sind die beiden Gewässerarten, die fließenden und die stehenden, durch allmählige Übergänge verbunden; ein Fluß der Ebene, in dem, wie im Sommer bei manchen Steppenflüssen Südrußlands, die Strömung kaum wahrnehmbar ist, ein von einem Flusse durchströmter See, ein Altwasser, das nur bei Hochwasser durchflossen, bei Niederwasser dagegen vom Flusse abgetrennt und selbständig ist, bieten Beispiele, wo ein Unterschied in der Tierwelt des fließenden und stehenden Wassers kaum merkbar ist.

Hier soll die Betrachtung der fließenden Gewässer vorangestellt werden, abweichend von sonstigem Gebrauch. Der Grund dafür ist

ihre erdgeschichtlich meist längere Dauer, ihr weiterer Zusammenhang und ihre meistens vorhandene Verbindung mit dem Meere. Sie bilden die Wanderstraßen für die aktive Einwanderung der Lebewesen aus dem Meere ins Süßwasser, auf denen auch jetzt noch diese Einwanderung weitergeht. Nicht bloß Fische, Schnecken, Muscheln, größere Krebse, denen eine kräftige Ortsbewegung zukommt, sind auf solche Weise eingewandert; auch niedere Tiere mit geringerer Beweglichkeit, Borstenwürmer und Egel, Strudelwürmer, niedere Krebse sind auf diesem Wege in Flüsse und Seen gelangt. Die Zusammensetzung der Tiefenfauna der Voralpenseen z. B. macht es sehr wahrscheinlich, daß wenigstens ein Teil ihrer Bewohner am Schluß der Eiszeit aktiv dort einwanderten, indem sie dem von den abschmelzenden Gletschern ausgehenden Wasser entgegenzogen, so daß die fließenden Gewässer damals eine Brücke schlugen, auf der arktische Tiere in die Seen des Alpenvorlands und vielleicht auch umgekehrt alpine Tiere in die Seen Skandinaviens einzogen (Zschokke).

Die chemischen Unterschiede des Flußwassers sind geringer als bei dem Wasser der stehenden Gewässer. Die Mischung von Wasser aus den verschiedenen Teilen des mehr oder minder großen, meist auch geologisch verschiedenartigen Stromgebiets bewirkt einen Ausgleich der Gegensätze in viel höherem Maße, als das bei stehenden Gewässern im allgemeinen möglich ist. Selbst wenn stärker salzhaltige oder moorige Zuflüsse in einen Fluß einmünden, so ist doch die von ihnen zugeführte Wassermasse in der Regel verschwindend gegenüber der des Hauptstroms.

In den Flüssen ist ferner meist keine ausgesprochen profunde Schicht vorhanden; und selbst wo Riesenströme wie der Mississippi Amazonenstrom oder Kongo eine solche haben, so ist uns über deren Tierbevölkerung nichts bekannt.

Schließlich haben die fließenden Gewässer kein eigenes Plankton in dem Sinne, daß typische Planktontiere vorhanden wären, die sich nur im Flußplankton (Potamoplankton) finden, oder wenigstens Genossenschaften von typischer Zusammensetzung. Allerdings ist eine schwebende Lebewelt auch im Flußwasser vorhanden; aber diese ist nicht autochthon, sondern stammt aus stehenden Gewässern, aus durchströmten Seen, aus Altwassern, die mit dem Flusse in Verbindung stehen, aus stillen Buchten. Durch Überschwemmungen, die solche Stellen ausspülen, wird der Planktonreichtum des Flusses vermehrt, und es gelangen Arten in das Plankton, die sonst nicht darin auftreten; so sind im Plankton südrussischer Flüsse nach Überschwemmungen Larven des Blattfußkrebschens *Limnetis* gefunden, das sonst nur in vergänglichen Wasserbecken der Steppe vorkommt[1]). Dabei ist das Plankton eines Flusses spärlicher als das der Seen, aus denen es stammt. Untersuchungen am Ausfluß des Lunzer Sees haben gezeigt, daß die Planktonorganismen mit stärkerer Eigenbewegung, wie Krebstierchen und selbst Rädertiere, von der Stelle des Abflusses fortstreben und daher nur in geringem Maße in das Flußwasser gelangen[2]). Das Plankton verschiedener Flüsse aber unterscheidet sich

wie das Plankton der Seen, die sie durchströmen. So weicht das Plankton des Oberrheins abwärts vom Bodensee von dem Aareplankton ähnlich ab, wie das Bodenseeplankton von dem des Zürichsees[3]), und das Plankton der Newa gleicht fast ganz dem des Ladogasees, dessen Abfluß sie bildet, während ihr linker Nebenfluß, die Tosna, ein völlig anderes Plankton enthält, das durch seinen Ursprung aus Torfmooren zu erklären ist[4]).

Die Erklärung dafür, warum sich in den Flüssen ein eigenes Plankton nicht ausbilden kann, bietet uns die Strömung des Flusses. Die Newa, die von ihrem Ursprunge aus dem Ladogasee bis zum Meere einen Lauf von 60 km Länge hat, fließt mit einer Geschwindigkeit von 1,0 bis 1,7 m in 1 Sekunde; eine Wasserportion mit den darin schwebenden Planktonten kommt also in 12—14 Stunden in das Meer; eine Vermehrung kann während dieser Zeit selbst bei sehr schnell sich vermehrenden Tieren, wie Rädertierchen, nur in ganz unbedeutendem Maße stattfinden. Die Entfernung von Basel bis Mannheim legt eine Wasserportion bei einer durchschnittlichen Stromgeschwindigkeit des Oberrheins von etwa 2,5 m in 1 Sekunde in $1^1/_4$ Tagen zurück. Mit der Verminderung des Gefälles, wie sie bei den meisten Flüssen gegen die Mündung zu eintritt, bei anderen schon viel früher, werden die Bedingungen günstiger. Das Wasser der Moskwa legt in 24 Stunden nur zwischen 14 und 30 km zurück; es können dann kurzlebige, sich schnell vermehrende Planktonten auf dem Wege zum Meere wesentlich an Zahl zunehmen, wie z. B. Rädertiere, deren Masse daher im Plankton langsam fließender Flüsse gegenüber jener der Krebstiere sehr zu überwiegen pflegt (Newa, Unterelbe, Oder, Wolga). Daher enthalten langsam fließende Gewässer in der Regel ein reicheres Plankton als schnellfließende. Aus denselben Gründen findet sich im Fluß kaum jemals ein monotones Plankton, wie es durch Massenentwicklung einer einzelnen Art entsteht, sondern stets ein mannigfach gemischtes.

Eine Besonderheit der Flußmündungen ist die Stauung des Wassers zur Flutzeit und seine Durchmischung mit Salzwasser. Dadurch wird das Abströmen des an sich schon sehr langsam fließenden Wassers zeitweilig verhindert, und es entstehen Verhältnisse, die an stehendes Wasser erinnern. Im Zusammenhang damit steht wohl der große Reichtum des Flußplanktons an solchen Stellen; so enthielt 1 m^3 Elbwasser oberhalb Hamburgs einige Tausend Cladoceren, unterhalb dagegen viele Millionen, im Indiahafen z. B. 11040000 *Bosmina longirostris*[5]). Vor allem aber mischen sich dem Plankton der Flußmündung Brackwasserformen bei, die sich zum Teil darin sehr reichlich vermehren. Im Plankton der Unterelbe abwärts von Hamburg spielt neben Diatomeen der marinen Gattung *Coscinodiscus* der Brackwassercopepode *Eurytemora affinis* eine große Rolle; im Wolgadelta ist es der Copepode *Popella guerni*, in der Mündung des Amazonenstroms die Copepoden *Weismanella* und *Pseudodiaptomus gracilis*, die einen marinen Bestandteil des Planktons darstellen.

Die Einteilung eines fließenden Gewässers nach seiner Wassermenge, wie sie sich etwa in der landläufigen Gliederung in Strom, Fluß,

Bach, Bergbach, Quelle ausspricht, hat mit der Zusammensetzung seiner Tierwelt wenig zu tun. Auch die Gliederung in Unterlauf (mit minimaler Erosion und maximaler Ablagerung), Mittellauf (mit Gleichgewicht zwischen Erosion und Ablagerung und vorherrschender Seitenerosion) und Oberlauf (mit maximaler Tiefenerosion und minimaler Ablagerung) ist ein Schema, das nur selten völlig zutrifft. Bestimmend für die Tierbevölkerung ist das Gefälle bzw. die Stromgeschwindigkeit, und in Abhängigkeit davon die Bodenbeschaffenheit, die Thermik des Wassers und dessen Versorgung mit Sauerstoff. Aber das Gefälle nimmt nicht etwa ständig zu von der Mündung zum Ursprung. Der Lauf des Rheins z. B. hat drei Gebiete lebhaftester Strömung: im Alpenrhein oberhalb des Bodensees, auf der Strecke zwischen Schaffhausen und Basel, und beim Durchbruch durch das rheinische Schiefergebirge zwischen Bingen und Bonn[6]), dazwischen eingeschaltet Strecken von geringerem Gefälle. Der Amazonas dagegen ist im größten Teil seines Laufes ein Strom von minimalem Gefälle; Manaos, 1400 km von der Mündung entfernt, liegt 26 m über dem Meere; das ergibt ein durchschnittliches Gefälle von 0,019‰. In den gewaltigen, wasserreichen Stromschnellen im Mittellauf mancher Flüsse, z. B. des Kongo, des Essecuibo, leben Tiere, die in ganz ähnlicher Weise angepaßt sind wie die Bewohner eines kleinen Bergbachs im Hoch- oder Mittelgebirge. Der Quellfluß des galizischen Weichselflusses Skawa, die schlammige Spytkowianka, enthält Fische wie sonst der Unterlauf der Flüsse, und erst weiter abwärts in der Skawa wird das Gefälle so, daß Forelle und Äsche dort leben können.

Das Gefälle des Wassers bestimmt in der Hauptsache die Bodenbeschaffenheit der Wasserläufe. Transportable Teile des Untergrunds werden vom Wasser mitgerissen; nur an eingeschalteten ruhigen Stellen kann sich Sand und Schlamm absetzen, sonst wird der Boden stark bewegten Wassers von grobem Geschiebe bedeckt, das in ständiger Umlagerung begriffen ist. Je langsamer die Strömung, desto kleiner werden die Geschiebe, die sie fortzuführen vermag, bis schließlich nur noch ganz kleine Gesteinsbrocken fortbewegt werden und sich ein feiner Kies- und schließlich Sand- und Schlickboden bildet. Die organischen Detritusmassen sind am leichtesten, sinken daher am spätesten zu Boden, und so sammeln sich an den Stellen geringster Strömung, meist nahe der Mündung, nährstoffreiche Sinkstoffe aus dem ganzen Stromgebiet an. Das ist bestimmend für die benthale Tierwelt. Zwischen bewegtem Geschiebe wird alles Leben zerquetscht; es kann sich dann nur auf anstehendem Fels, auf besonders großen Blöcken oder an geschützten Stellen ansiedeln; feiner Sand und Schlick wiederum geben Gelegenheit zum Eingraben und Minieren und reiche Nahrung für Detritusfresser.

Die Sauerstoffversorgung ist in lebhaft fließenden Gewässern mit starken Strudeln und Fällen besonders günstig, wegen der großen Sauerstoff aufnehmenden Oberfläche und der gründlichen Durchmischung. Aber auch bei langsamer Strömung kommen die Wasserteilchen in viel ausgiebigere Berührung mit der Luft als im stehenden Wasser.

Das Elbwasser hatte im Winter 1906/7 oberhalb Hamburgs durch Zufrieren auf weite Strecken einen Teil seines O-Vorrats eingebüßt; aber während es am Rande des Eises nur 6,17 cm^3 O in 1 l enthielt, hatte es schon wenige Kilometer unterhalb wieder 7,55 cm^3 (Volk).

Die täglichen und jahreszeitlichen Temperaturschwankungen sind in den schnellfließenden, oft von den Bergen beschatteten Gebirgsgewässern viel geringer als in den Gewässern der Ebene, die den ganzen Tag der Sonne ausgesetzt sind, am geringsten in Quellen, die tiefer aus dem Boden hervorkommen. Der Betrag der Temperaturschwankung im Laufe des Jahres ist für Gletscherabflüsse $0-1^0$, Hochgebirgsquellen $1-6^0$, Mittelgebirgsquellen und Beckenquellen der Ebene bis 12^0, oberste Bachläufe $8-10^0$, untere Teile des Forellenbachs um 15^0 und mehr, Barbenfluß um 19^0, Brachsenfluß um 24^0 [7]). Bei Gewässern mit geringer Schwankung ist die Wassertemperatur in der kühlen Jahreszeit erheblich höher, in der warmen Jahreszeit niedriger als die Lufttemperatur. In den schnellfließenden Gewässern werden also stenotherm kälteliebende Tiere neben eurythermen zusagende Lebensbedingungen finden, in den langsamfließenden dagegen nur mehr oder weniger eurytherme.

Durch das Gefälle und die damit zusammenhängenden Verhältnisse wird eine Auslese geübt, im allgemeinen derart, daß größeres Gefälle stärkere Anpassungen verlangt und sich somit die Artenzahl mit zunehmendem Gefälle mindert und die Zusammensetzung der Fauna ändert. Ein Beispiel wird das erläutern. Man hat schon seit langem die strömenden Gewässer Mitteleuropas in Regionen eingeteilt (Frič, v. d. Borne) [8]). Das Mündungsgebiet bildet die Brackwasserregion, deren Wasser im unteren Abschnitt ständig, im oberen wenigstens zeitweise brackisch ist; der Boden ist weich bis schlammig, die Strömung schwach, das Wasser trüb, warm und tief. Leitfische sind Stint und Stichling, in der unteren Region dazu Flunder und Stör, in dem oberen Teil Kaulbarsch und Aal. Stromaufwärts folgt die Brachsenregion (Bleiregion) mit ähnlicher Beschaffenheit, doch ohne Beimischung von Seewasser; Hochwasser übt auf sie keinen Einfluß. Sie ist gekennzeichnet durch die schwachen Schwimmer mit seitlich zusammengedrücktem Körper (Abb. 82, e—i), die für das Schwimmen in bewegtem Wasser un-

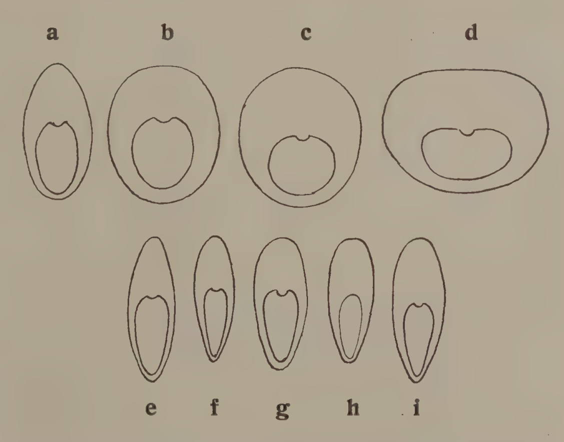


Fig. 82. Querschnitte durch Fische schnellfließender Gewässer (obere Reihe: a) Forelle, b) Ellritze, c) Schmerle, d) Kroppe) und stehender Gewässer (untere Reihe: e) Brachsen, f) Karausche, g) Karpfen, h) Ellritze, i) Rotfeder); auf etwa gleiche Höhe gebracht. Zusammengestellt aus M. E. Blochs Naturgeschichte d. Fische Deutschlands.

geeignet sind, weil sie, bei geringer Muskelkraft, durch ihre flache Körperform den Strudeln zu viel Angriffspunkte bieten und herumgewirbelt würden, voran den Brachsen (*Abramis brama*), dazu Karausche (*Carassius vulgaris*), Karpfen (*Cyprinus carpio*), Bitterling (*Rhodeus amarus*), denen sich Hasel (*Leuciscus leuciscus*) und Rotfeder (*Leuciscus erythrophthalmus*) anschließen; daneben aber kommen in ihr auch noch sehr viele Fische aus den oberen Regionen mit stärkerer Wasserbewegung vor, sogar die Quappe (*Lota lota*), die in den Schweizer Alpen bis 1800 m ü. M. ansteigt, und die Groppe (*Cottus gobio*), die man sogar bis 2300 m findet. An diese Region schließt sich stromaufwärts die Barbenregion, mit reichlichem, lebhaft fließendem, meist nicht ganz klarem, tiefem, mäßig warmem Wasser, teils weichem, teils kiesigem Untergrund. Die extrem flachgedrückten Fische fehlen; mäßig komprimierte Formen, wie Hasel und Plötze, kommen noch vor; der Leitfisch, die Barbe (*Barbus fluviatilis*), hat rundlichen Körper. Es stellen sich auch schon beschränkt stenotherme Formen ein, wie Ellritze und Äsche, die der Brachsenregion fehlen. Den Übergang zur obersten, der Forellenregion vermittelt vielfach die Äschenregion, die aber auch fehlen kann (z. B. in Mitteldeutschland); sie umfaßt größere Bäche und mittlere Flüsse mit bewegtem, in der Regel tiefem, mäßig warmem Wasser und sandigem, zum Teil weichem Boden. Neben der Äsche kommen eine Anzahl Fische aus den beiden Nachbarregionen in ihr vor. Die Forellenregion endlich umfaßt Bäche und kleinere Flüsse mit steinigem und grobkiesigem Grund, klarem, kühlem Wasser mit starker bis sehr starker Strömung. Alle Fische haben einen rundlichen Körperquerschnitt (Abb. 82, a—d). Leitform ist die Forelle (*Trutta fario*); mit zunehmendem Gefälle nimmt die Zahl der Begleitfische mehr und mehr ab; am weitesten aufwärts gehen von ihnen die Ellritze (*Phoxinus laevis*), Schmerle (*Cobitis barbatula*) und Groppe (*Cottus gobio*).

Die Grenzen dieser Regionen sind freilich nirgends scharf; ja je nach der Modellierung des Bodens kann sich ihre Reihenfolge verschieben, und es kann ein Bach in seinem Mittellauf typisch Forellenregion sein, sein Oberlauf aber der Brachsenregion entsprechen und Karpfen, Schleie und Hecht beherbergen. Wo aber die Anordnung im allgemeinen zutrifft, da kann man eine Abnahme der Artenzahl bei den Fischen von der Mündung zur Quelle verzeichnen. Im Rhein z. B. werden in Holland 41 Arten Fische gezählt, davon 22 Cypriniden und 4 Salmoniden, 9 Arten sind Einwanderer vom Meere (die Salmoniden, Flunder, Maifische, Stör)[9]. Im Hochrhein unterhalb des Rheinfalls sind 33 Arten vorhanden, oberhalb des Rheinfalls 28, oder besser, nach Abzug der 3 auf den Bodensee beschränkten Felchen (*Coregonus*), 25; bis 700 m Meereshöhe gehen noch 11 Arten, bis 1100 m gehen 5, bis über 1900 m nur 3 Arten (Forelle, Ellritze, Groppe)[10]. Ähnliches zeigt die Höhenverteilung der Fische in Colorado[11]; unter 1500 m sind 44, zwischen 1500 und 2100 m 47 Arten vorhanden; diese Zahl sinkt zwischen 2100 und 2750 m auf 24, und über 2750 m steigen nur noch 13 Arten, davon 7 Salmoniden. Fast alle über 2750 m vorkommenden Arten finden sich auch bis 2100 m, die Nicht-

salmoniden gehören auch noch den tieferen Regionen an; also eine deutliche Auslese durch die Härte der Lebensbedingungen.

Wie die Fische, so sind auch viele andere Tiere durch Stromgeschwindigkeit, Untergrund und Temperatur an bestimmte Regionen der fließenden Gewässer gebunden. Der schichtende Einfluß der Temperatur ist besonders deutlich bei unseren Bachplanarien [12]). Die drei bei uns das strömende Wasser hauptsächlich bewohnenden Strudelwurmarten, *Planaria gonocephala*, *Polycelis cornuta* und *Pl. alpina* (Abb. 83) sind dort im allgemeinen derart angeordnet, daß *Pl. gonocephala* in den wärmeren Teilen der Flüsse und Bäche mit steinigem Grund sitzt, weiter aufwärts *Polycelis* folgt und *Pl. alpina* Oberlauf und Quellen bewohnt. In den Hochalpen und den nordischen Gebirgen beherrscht *Pl. alpina* das ganze Gebiet auf weite Strecken allein; erst weiter abwärts folgt *Pol. cornuta*; *Pl. gonocephala* ist erst in die unteren Teile der Bäche in den Voralpen eingedrungen. In den Mittelgebirgen sind die Verbreitungsgebiete der drei Arten eng zusammengeschoben (Abb. 84) und *Pl. alpina* oft ganz auf die Quellbäche oder gar die Quellen beschränkt. In tiefer gelegenen warmen Quellen fehlen *Pl. alpina* und *Polycelis* ganz. *Planaria alpina* ist ein Winterlaicher und ihre Verbreitung spricht dafür, daß sie ein Eiszeitrelikt ist und zur Eiszeit die ganzen Wasserläufe Mitteleuropas beherrschte; ihr Temperaturoptimum liegt unter 10°. Auch *Polycelis cornuta* ist Winterlaicher; doch liegt für sie das Temperaturoptimum einige Grade höher, während *Pl. gonocephala* wärmeliebend ist, wenn sie auch durch niedere Wassertemperaturen nicht vernichtet wird. *Pol. cornuta* ist später in die Bäche eingewandert, noch später *Pl. gonocephala*. Ihre Verbreitung im Bach wird durch ihren Wettbewerb um die Nahrung bestimmt, erst mittelbar durch die Temperatur, indem jede Art bei ihrer optimalen Temperatur am konkurrenzfähigsten ist.



Abb. 83. Die mitteleuropäischen Bachplanarien: a) *Planaria alpina*. b) *Polycelis cornuta*. c) *Planaria gonocephala*. Nach Originalen von W. Voigt.

Im Unterlauf der Flüsse, bei schlammigem oder feinsandigem Grund und geringer Strömung ohne Geschiebetransport, aber auch in anderen Flußabschnitten mit ähnlichen Verhältnissen, besteht die Bodenbevölkerung zum großen Teil aus Detritusfressern, wie sie ähnlich auch im schlammigen Boden von Seen und Teichen leben. Vor allem sind Borstenwürmer aus der Gruppe der Tubificiden häufig, die mit ihrem Vorderende im Schlamm stecken und diesen als Nahrung

aufnehmen. Auch manche Insektenlarven leben von Detritus, wie die der Wasserflorfliege (*Sialis*), der Zuckmücken (*Chironomus*) und einiger Eintagsfliegen; sie bergen sich meist im Schlamm, indem sie oberflächlich darin kriechen (*Sialis*) oder Schlammröhren bauen (*Chironomus*) oder tiefere Gänge graben. In vielen langsam fließenden Flüssen sind die Ufer dicht durchsetzt von den mannigfach verzweigten Gängen

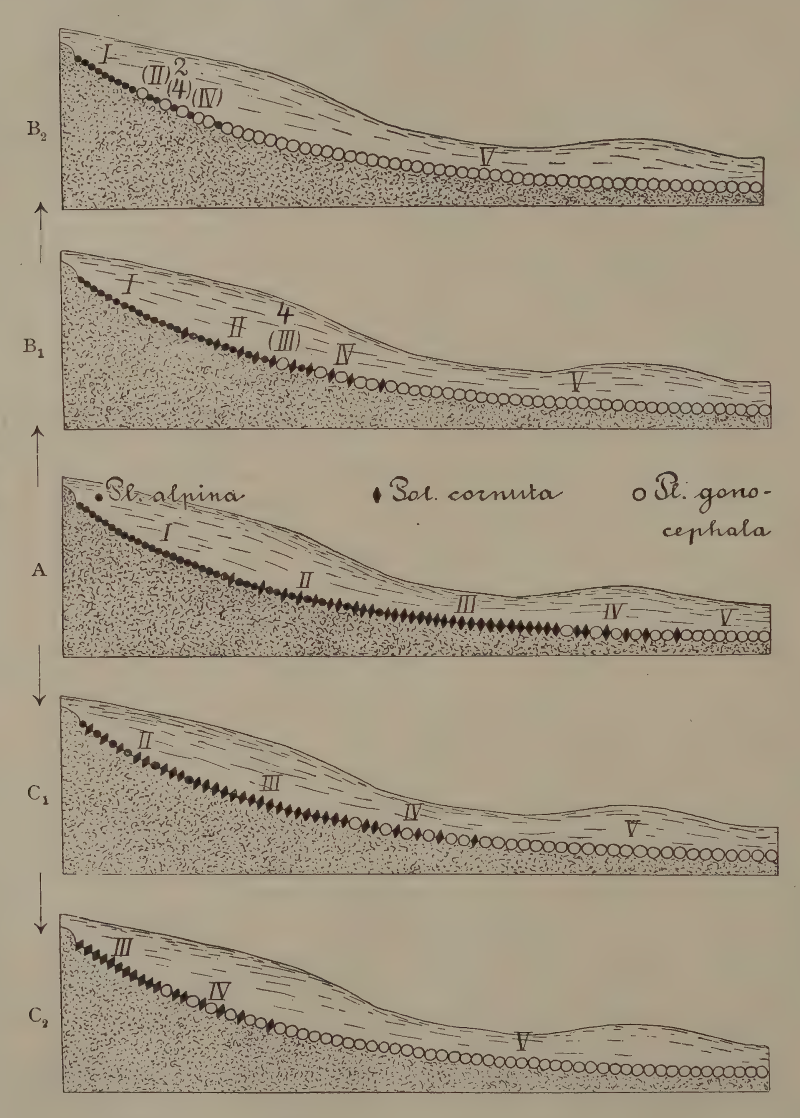


Abb. 84. Verbreitung der Bachplanarien (schematische Längsschnitte durch einen Bergbach). In A folgen sich die Strecken mit *Planaria alpina* (I), *Polycelis cornuta* (III) und *Plan. gonocephala* (V), unter Einschaltung von Mischstrecken (II, IV). Bei Änderung der Lebensbedingungen in den verschiedenen Bachstrecken ändert sich diese ursprüngliche Anordnung, indem einzelne Arten in ihrem Konkurrenzkampf benachteiligt werden: B zeigt die allmähliche Ausrottung von *Polycelis*, C die Vernichtung von *Plan. alpina* durch *Polycelis*. Nach W. Voigt.

der Eintagsfliegenlarven aus den Gattungen *Ephemera*, *Polymitarcis* und *Palingenia* (Abb. 85); sie sind in derartigen Massen vorhanden, daß beim gleichzeitigen Ausschlüpfen der Subimagines an schwülen Juniabenden die Luft von ihnen wie von einem dichten Schneegestöber erfüllt ist[13]). Sehr häufig sind auch Muscheln vorhanden, vor allem die kleinen Kugel- und Erbsenmuscheln (*Sphaerium*, *Pisidium*) und die viel größeren Fluß- und Teichmuscheln (*Unio*, *Anodonta*). In der Elbe unterhalb Hamburg wetteifern *Sphaerium* und Tubificiden an Häufigkeit; Hentschel[14]) fand auf 100 qcm Fläche als Höchstzahlen 764, 728 und 540 *Sphaerium* und 3076, 1832 und 1744 Tubificiden. Zu den Detritusfressern gehören auch die Moostierchen, die z. B. in der Elbe und Bille bei Hamburg häufig sind und in einer Anzahl reizvoller Formen vorkommen (*Pectinatella*, *Lophopus*, *Fredericella*, *Paludicella*, *Cristatella*); aber sie leben nicht auf dem Schlamm, sondern bedürfen fester Unterlage zum Anheften; so überwuchert *Plumatella princeps var. spongiosa* die Gehäuse der Schnecke *Vivipara fasciata* zu kartoffelartigen Knollen[15]). Ähnlich siedeln sich Süßwasserschwämme (*Spongilla fluviatilis*) an.

b a

Abb. 85. a) Stück Ton vom Ufer der Marne unter dem Wasserspiegel mit Wohnröhren von Eintagsfliegenlarven (*Palingenia*), teils mit doppelter, teils mit einfacher Mündung; b) Horizontalschnitt durch eine solche Wohnröhre mit Scheidewand. Nach R. A. F. de Réaumur.

Neben den Detritusfressern treten die übrigen Wirbellosen etwas zurück. Von Schnecken sind vor allem Kiemenschnecken nicht selten, wie *Vivipara fasciata*, *Neritina*, *Valvata*, *Bythinia*. Dazu kommt der Strudelwurm *Dendrocoelum lacteum*, der Egel *Herpobdella*, die Wasserassel (*Asellus aquaticus*) u. a.

Die reiche Entwicklung niederen Tierlebens auf dem nährstoffreichen Schlick und Detritus, der den Boden der langsam fließenden Ströme dicht bedeckt, bildet die Grundlage für die großen Fischmengen, wie sie die Unterläufe beherbergen und die der Hauptsache nach aus Bodenfischen bestehen. Im Schlamm suchen Karpfen, Karausche und Brachsen gründelnd ihre Nahrung, ebenso Störe und Löffelstör (*Acipenser*-Arten, *Polyodon spatula*), die Mormyriden und viele andere; diesen folgen auf den Schlammgrund wiederum Raubfische, z. B. im Mississippigebiet der Ganoide *Amia calva*, in den südamerikanischen Flüssen der Arapaima (*Arapaima gigas*) und stellenweise der Zitteraal (*Gymnotus electricus*), in Afrika der Zitterwels (*Malapterurus electricus*). Durch die günstige Weide erklären sich die großen Fischmengen, die

die Unterläufe der Elbe, Oder, Weichsel und ihrer Haffs bewohnen. Die fischereiliche Erfahrung zeigt, daß auf einen Fischer eine um so größere Wasserfläche kommt, je weiter er vom unteren Ende des Stroms entfernt wohnt, und während ein See mit einem jährlichen Reinertrag von 30 Mark für 1 ha außerordentlich gut war, kamen an der unteren Oder stellenweise 100 Mark, an der unteren Saale bei Calbe sogar 160 Mark Reinertrag auf 1 ha[16]).

Im Unterlauf des Flusses ist natürlich auch die Zahl der Wanderfische am größten. Manche machen hier schon Halt; aber auch solche, die weiter stromaufwärts streben, müssen doch den Unterlauf passieren. Das sind hauptsächlich die Laichwanderer, wie Lachs, Huchen und andere Salmoniden, Maifisch, Stör und Hausen (*Salmo salar*, *S. hucho*, *Alausa*, *Acipenser sturio*, *A. huso*). Nur auf der Nahrungssuche steigt die Flunder (*Pleuronectes platessa*) in unsere Flüsse auf, in einigen Strecken selbst bis in den Mittellauf; aber sie wird im Süßwasser nie geschlechtsreif. Vom Aal halten sich die Männchen nahe der Flußmündung, während die Weibchen durchwandern. In den Tropen ziehen auch eine Anzahl Selachier flußaufwärts; ja manche Rochen (*Trygon*-Arten) haben sich dem Leben im Fluß ganz angepaßt.

Die Fülle der Nahrung, die, besonders in den Tropen, von den langsam fließenden Strömen geboten wird, zieht auch eine Anzahl höherer Wirbeltiere dorthin. Die Sirenen (Dugong und Manati) dringen vom Meere aus in den Flüssen (Congo, Amazonenstrom u. a.) aufwärts und weiden dort die Wasserpflanzen ab. Von den reichen Fischmengen nähren sich Krokodile und Flußschildkröten, Fischottern und Flußdelphine (in den indischen Flüssen *Platanista*, in den südamerikanischen *Inia*).

Gesteigerte Strömungsgeschwindigkeit des Wassers und vorwiegend kiesiger und steiniger Boden, dessen Bestandteile, mindestens bei Hochwasser, verlagert, verschoben und gegeneinander gerieben werden, also Verhältnisse, wie sie sich im allgemeinen im Mittellauf unserer Flüsse finden, lassen die ganze Gesellschaft der Schlammbewohner stark zurücktreten. Man findet sie nur noch an ruhigen Stellen, in stillen Buchten oder im Strömungsschatten von Kiesbänken; dort halten sich Tubificiden in beschränkter Zahl und von Muscheln vorwiegend *Unio*, die Flußmuschel. Hier spielen Insektenlarven die Hauptrolle, aber andere Formen, als auf dem Schlammgrund des Unterlaufs. Statt der Zuckmückenlarven und der grabenden Eintagsfliegenlarven treten immer mehr solche auf, die unter Steinen Schutz suchen: andere Gattungen von Eintagsfliegenlarven, die auf dem Schlamm ganz fehlenden Larven der Uferfliegen (Perliden), eine Anzahl Libellenlarven und vor allem mannigfache „Sprockwürmer" der Köcherfliegen (Trichopteren) mit ihrer aus Steinen zusammengesponnenen Wohnröhre. Dazu gesellt sich eine Anzahl kleiner Wasserkäfer. An Steinen haften auch die wenigen Wasserlungenschnecken: *Limnaea ovata*, *Ancylus fluviatilis*; von Kiemenschnecken kommen noch dazu *Neritina* und *Vivipara*. Nach ihren Fischen gehört diese Flußstrecke hauptsächlich zur Barben- und noch zur Äschenregion. Das spärliche, schnell enteilende Plankton wurde schon erwähnt.

Die Wirkungen der gesteigerten Strömungsgeschwindigkeit des Wassers treten aber erst recht auffällig in die Erscheinung beim Oberlauf, dem Bergstrom oder Bergbach[17]). Freilich gibt es auch hier allerhand Abstufungen; man kann bei uns die Bäche des Mittelgebirges in ihrem unteren Teil mit schwächerem Gefälle als Äschenbach, in ihrem steileren oberen Abschnitt als Forellenbach unterscheiden. Am gewaltigsten aber tritt die mechanische Wirkung der Wasserströmung in den Hochgebirgsbächen mit ihren wilden Stürzen und Strudeln zutage. Der Boden ist hier überall steinig, meist in den anstehenden Felsen eingegraben, bedeckt mit losgerissenen Blöcken und Steinen, deren Größe durch die Kraft des Stroms geradezu ausgesiebt wird; daher wechselt die Größe der Geröllsteine mit den Höhen, und noch in Forellenbächen werden Steine von Faust- bis Kindskopfgröße mit Leichtigkeit fortgerollt. Durch diese Geröllbewegung wird die Besiedelung des Bodens sehr beeinträchtigt; denn durch die Geschiebe werden Pflanzen und Tiere zerquetscht und zermalmt, und nur am anstehenden Felsen und an Blöcken, die der Wassergewalt Widerstand zu leisten vermögen, können sich dauernd Lebewesen ansiedeln. Senkrechte Wasserstürze von bedeutenderer Höhe sperren vielen Formen den Weg, vor allem sind sie für Fische unübersteigbar. Im freien Wasser schwimmend, können sich Tiere nur an ruhigen Stellen, in den eingeschalteten Kolkbecken halten; dort steht die Forelle in der Strömung, den Kopf stromaufwärts, dort huscht die Ellritze durch das Wasser. Starke Schwimmer verstehen auch Hindernisse zu überwinden, indem sie sich aus dem Wasser springend emporschnellen, wie es der Lachs tut bei seiner Laichwanderung, die ihn bis zu Höhen von 700 m ü. M. hinaufführt. Aber sonst ist für Schwimmer kein Platz im Bergbach. Auch Tiere, deren Verwandte im ruhigen Wasser lebhaft umherschwimmen, sind hier seßhaft. Von den Fischen bergen sich Groppe (*Cottus*), Quappe (*Lota*) und Schmerle (*Nemachilus*) unter Steinen; die Wassermilben haben kürzere Beine als die des Stillwassers und entbehren der Schwimmhaare an denselben, und auch bei den spärlichen Muschelkrebsen ist die Beborstung der Schwimmbeine zurückgebildet. Bodentiere sind es, die dem Bergbach angemessen sind.

Dabei ist aber, im Vergleich mit den ähnlichen Bedingungen in der Brandungszone des Meeres, die Zahl der dauernd festgewachsenen Tiere gering. Nur der Süßwasserschwamm *Ephydatia fluviatilis* und das Moostierchen *Plumatella fungosa* bilden in unseren Breiten gelegentlich kleine krustenartige Überzüge an Steinen auf dem Grunde des Bergbachs. Sonst sind es nur die Eier und Puppenstadien, also Zustände, die keiner Nahrung bedürfen, die festgeheftet sind, z. B. die Eikokons der Strudelwürmer und Egel, die Eier der Wassermilben, die Puppen der Kriebelmücken (*Melusina*) und Köcherfliegen. Denn die im Wasser schwebende Nahrung ist hier zu spärlich, als daß die Tiere auf eine Nahrungssuche verzichten könnten.

Dagegen sind die sonstigen Bewohner des Bergbachs — abgesehen von der geringen Zahl derer, die sich zwischen dem spärlichen Bewuchs ruhiger Stellen ansiedeln — auf aktive Verankerung ange

wiesen. Ihre Zahl ist nicht groß. Bei uns sind es von Würmern triklade Strudelwürmer (z. B. *Planaria alpina*) und Egel (*Glossisiphonia*) von Mollusken eine Anzahl Schnecken (*Ancylus fluviatilis*, mehrere kleine Limnaeen, *Neritella fluviatilis*) und einige Muscheln (Bachperlmuschel *Unio margaritifer* und *Pisidium*-Arten), von Krebstieren der Bachflohkrebs (*Gammarus pulex*) und der Flußkrebs in verschiedenen Formen (*Potamobius astacus* und *torrentium*), eine Reihe von Wassermilben und alle anderen an Arten- und Stückzahl überwiegend, eine große Reihe von Insektenlarven aus den Gruppen der Eintagsfliegen (Ephemeriden), Uferfliegen (Perliden), Köcherfliegen (Trichopteren) und Fliegen (Dipteren), einige auch von Libellen und Käfern. Die Uferfliegen sind fast ganz auf stark strömende Gewässer beschränkt.

Die Einrichtungen der Bergbachbewohner, die es ihnen ermöglichen, der Gewalt der Wasserströmung zu trotzen, sind überaus mannig-

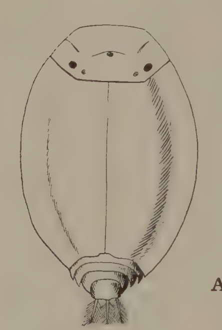


Abb. 86.

Abb. 87 a. Abb. 87 b.





Abb. 88.

Abb. 86. Eintagsfliegenlarve von Schildform aus strömenden Bächen (*Prosopistoma*). Vergr. 6 fach. Nach G. Ulmer.

Abb. 87. Konvergente Anpassung an stark strömendes Wasser: a) Larvengehäuse der Köcherfliege *Thremma*, nach Klapalek; b) Gehäuse der Mützenschnecke *Ancylus fluviatilis*, nach Kobelt. Der Pfeil zeigt die Stromrichtung.

Abb. 88. Larvengehäuse der Köcherfliegen *Goera pilosa* (a) und *Silo nigricornis* (b), aus schnellfließenden Bächen, seitlich mit größeren Steinchen beschwert. Aus A. Brauer, Süßwasserfauna.

fach, aber oft bei Formen von ganz verschiedener Stellung im System sehr ähnlich, infolge konvergenter Anpassung.

Fast allgemein ist das Fehlen von Angriffspunkten für das strömende Wasser. Die Gestalt ist flach, besonders am Kopfende niedergedrückt, oft schildförmig, die Oberfläche glatt, ohne stärkere Vorsprünge. So gebaut sind die Strudelwürmer und Egel, die Schnecke *Ancylus* (Abb. 87 b), die Wassermilben und sehr viele Insektenlarven, besonders von Uferfliegen (Perliden), Eintagsfliegen (am auffälligsten *Prosopistoma*, Abb. 86), Libellen- und Käferlarven. Meist stehen bei diesen Larven die Beine seitlich ab, die Schenkel sind abgeflacht, und die Körperränder drücken sich der Unterlage dicht an; ein Randsaum von Borsten (Kontaktborsten) vervollständigt oft den Anschluß des starren Chitins an die Unterlage. Auch die Gehäuse der Köcherfliegenlarven können Schildform haben (z. B. *Thremma*, Abb. 87 a); jedenfalls sind sie stets klein, im Gegensatz zu den umfangreichen Köchern der Bewohner stehenden Wassers (bei *Setodes, Beraea, Lepto-*

cercus). Schildförmig der Unterlage fest angeheftet sind auch die Puppengehäuse der Kriebelmücken (Simuliiden). Seitlich zusammengedrückte Gestalt ermöglicht dem Bachflohkrebs, sich in enge Schlupfwinkel einzuschieben.

Ein eigenartiges Mittel zur Stabilisierung im strömenden Wasser ist die Beschwerung des Körpers. In einzelnen Gattungen von Köcherfliegen (*Goera, Silo*) heften die Larven größere Steinchen an ihre Köcher (Abb. 88), wobei für einen glatten Anschluß an die Unterlage durch ebene Unterfläche der Steinchen und Ausfüllung der Ritzen gesorgt wird. Manche Fische der Bergbäche sind dadurch dem Bodenleben angepaßt, daß sie der Schwimmblase entbehren (*Cottus*) oder eine nur kleine, von einer Knochenkapsel umgebene Schwimmblase haben (Cobitiden, der indische Cyprinide *Homaloptera*).

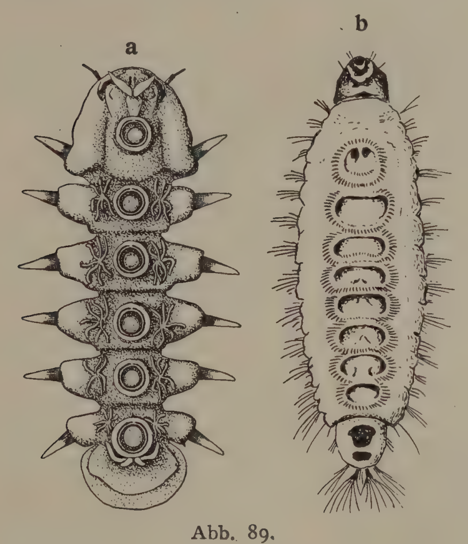


Abb. 89.

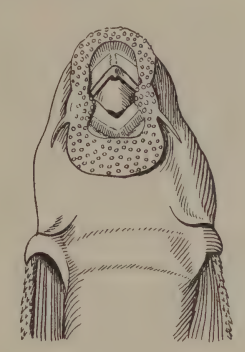


Abb. 90. Saugmaul des Panzerwelses *Placostomus sp.*, aus schnellfließenden Bächen. Etwa doppelte Größe. Nach M. Rauther.

Abb. 89. Mückenlarven aus schnellfließenden Bächen, von der Unterseite, mit Saugnäpfen: a) von *Liponeura brevirostris* (Blepharoceride); b) von *Pericoma californica* (Psychodide). a aus A. Brauer, Süßwasserfauna, b nach C. Wesenberg-Lund.

Besonders sind die Tiere dieses Gebietes durch die Ausbildung der mannigfaltigsten Haftorgane ausgezeichnet. Überall sind bei Wassermilben und Insektenlarven die Endkrallen der Beine stark entwickelt. Haftsohlen besitzen Strudelwürmer und Schnecken; bei den letzteren sind sie viel ausgedehnter als bei gleichgroßen Landschnecken. Mit Saugnäpfen heften sich die Egel an; Saugscheiben, deren Haftung durch Borsten verstärkt wird, trägt das Hinterende der Kriebelmückenlarven (*Melusina*), und auf der sohlenartig flachen Unterseite der Larven anderer Mücken aus den Familien der Blepharoceriden (Abb. 89a) und Psychodiden (Abb. 89b) steht eine Längsreihe von Saugnäpfen. Bei manchen Eintagsfliegen befinden sich Haftapparate in Gestalt von verdickten und bedornten Rändern an den Tracheenkiemen. Besonders eigenartig sind die Haftorgane bei Fischen und Kaulquappen stark strömender Gewässer; Maul, Unterlippe und Bauchseite, bei den Fischen auch die Flossen können hier zu Saugwerkzeugen umgebildet sein,

und das in ganz verschiedenen Verwandtschaftskreisen. Bei sehr zahlreichen Panzerwelsen Südamerikas (z. B. bei *Lithogenes villosus* in den Stromschnellen der Flüsse Guyanas oder *Placostomus* [Abb. 90]) ist der ganze Mund, bei dem Cypriniden *Gastromyzon* in Nordborneo, den Siluroiden *Exostoma* und *Pseudecheneis* in Indien ist die Bauchseite zum Saugnapf geworden, ebenso bei *Lepidoglanis monticola* vom Kina Balu (Nordborneo) und *Chimarichthys* aus Hochtibet, wo die verbreiterten Brust- und Bauchflossen die Anheftung noch wesentlich unterstützen. Bei den Cypriniden *Orcinus* (Himalaya) und *Discognathus* (Abessinien, Asien) treten Saugnapfbildungen an der Unterlippe auf[18]). Dornen und Stacheln an der Unterseite kommen oft helfend hinzu.

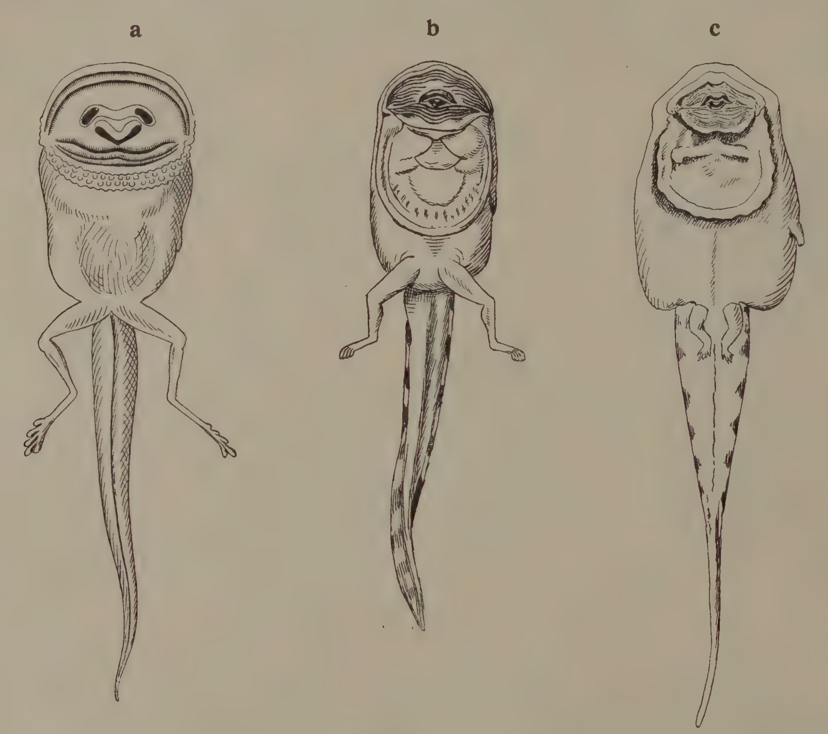


Abb. 91. Kaulquappen aus Bergbächen: a) von *Bufo penangensis* (Malayische Halbinsel); b) von *Rana larutrensis* (Malayische Halbinsel); c) von *Rana jerboa* (Java). Nach Flower, Laidlaw und van Kampen.

Auch die Kaulquappen der tropischen Bergströme und -bäche, die ähnliche Umbildungen erfahren haben, gehören zu verschiedenen Anurenformen: bei *Rana jerboa* (Java, Abb. 91 c)[19]), *R. larutrensis* (Hinterindien, Abb. 91 b)[20]) und *Ixalus* vom Kina Balu[21]) ist die Bauchfläche der Larve zum Saugnapf geworden, mit Einbeziehung der Unterlippe, während bei *Bufo asper* (Java)[19]) und *B. penangensis* (Hinterindien, Abb. 91 a)[22]) der vergrößerte Mund zum Ansaugen dient. Diese Tiere halten sich so fest, daß sie nur schwierig abgelöst werden können.

Schließlich kommt auch die Anheftung durch Spinnfäden in strömenden Gewässern zuweilen vor, wenn auch selten. Eine Muschel

der Bergströme von Parana (Südamerika), *Byssanodonta*, klebt sich mit Fäden ihrer Byssusdrüse an der Unterlage fest, und, wie bei vielen festgehefteten Meeresmuscheln, ist auch bei ihr der Fuß durch Rückbildung verkleinert. Das Quellschneckchen *Bythinella dunckeri* befestigt, wenn es sich in sein Gehäuse zurückzieht, einen Schleimfaden an irgendeinem Gegenstand und sichert sich so davor, fortgespült zu werden. Sonst ziehen nur manche Insektenlarven Spinnfäden, um sich zu verankern; Larven von Köcherfliegen (Trichopteren) können sich durch einige Fäden Halt verschaffen, und die Larven der Kriebelmücke, die eine Mindestströmung von 0,3 m/sec verlangen, spinnen auf der Unterlage einige Fäden fest, um sich an ihnen bei Ortsveränderungen anzuklammern, ja ihre Spinnfäden sind so derb, daß sie im Wasser daran flottieren können.

Muscheln sind an ruhigeren, von feinerem Kies und Sand bedeckten Stellen des Bachbodens in den Grund eingegraben und dadurch vor dem Fortgeschwemmtwerden bewahrt. Es sind ihrer in den stark strömenden Gewässern bei uns nur wenige. Die kalkarmen, auf Urgestein fließenden Bäche der Mittelgebirge bewohnt in Nord- und Mitteleuropa (Skandinavien, Britische Inseln, Deutschland, Frankreich) die Bachperlmuschel (*Unio margaritifer*); an den Wirbeln der dicken, weil lange fortwachsenden Schalen dieser Tiere, die ein hohes Alter erreichen, nagt die hier nicht durch Kalk gebundene Kohlensäure des Wassers breite Korrosionsstellen aus. Weit verbreitet sind in unseren Gebirgsbächen auch die ubiquistischen Erbsenmuscheln (*Pisidium*).

Da das Tierleben in den Gebirgsbächen hauptsächlich aus Larven von Insekten (Ephemeriden, Perliden, Trichopteren u. a.) besteht, die im Frühjahr und Frühsommer, also in tieferen Lagen im April und Mai, in höheren im Juni und Juli ausschlüpfen, so erklärt sich daraus die eigenartige Tatsache, daß diese Bäche in den Herbst- und Wintermonaten am reichsten an tierischen Leben sind, in der warmen Jahreszeit aber verarmen und erst wieder im Herbst heranwachsende Larven enthalten. Im übrigen macht sich die Abstufung der Gebirgshöhen, die für die luftbewohnende Pflanzen- und Tierwelt zur Unterscheidung verschiedener Höhengürtel geführt hat, in den fließenden Gewässern nicht durch Veränderung, sondern nur durch Verarmung der Tierwelt geltend. In den Gebieten des ewigen Schnees und der daran anschließenden Stufe der baumlosen Matten kommen nur verhältnismäßig wenig Pflanzenstoffe als Nahrung in den Bach, und die Algenrasen sind in solcher Höhe sehr spärlich. So nimmt denn die Menge der Tierbevölkerung mit der Höhe schnell ab; die Zahl der Arten wird geringer (vgl. oben S. 320 für Fische), die Einzeltiere bleiben kleiner. Daß dies nicht einfach durch die Meereshöhe bedingt wird, beweist der Aksai im Thianschan, der in 3000 m ü. M. klar und ruhig fließt und hier ebenso große Fische hat wie weiter unten. Die Forelle (*Salmo fario*) wird in den Schweizer Bergbächen nur handlang und nicht schwerer als 0,5 kg; in den größeren Flüssen und namentlich in den Gebirgsseen wird sie erheblich größer. So betrug das Durchschnittsgewicht aller

im Aaregebiet gefangenen Forellen im Jahre 1913/14 für die Aare allein 240 g, für die Zuflüsse allein nur 132 g [23]). Ähnliches gilt für die Äsche (*Thymallus thymallus*) [24]). Neben der Spärlichkeit des Futters mag dazu noch der Umstand beitragen, daß die stärkere Wasserströmung von dem Fische einen viel größeren Aufwand an Muskelarbeit verlangt, um sich in seinem Standgebiet zu halten, und daß somit nur ein viel geringerer Überschuß der aufgenommenen Nahrung für das Wachstum verfügbar bleibt.

Fische gehen in den Hochgebirgen verschieden hoch, in den Alpen bis etwa 2800 m, in Hochasien bis über 4500 m. Prschewalski [25]) fand in einer Quelle von 18—20° Wasserwärme in 4780 m Meereshöhe auf den Südhängen des Tan-la noch zwei Arten Fische. Daß die Gattung *Nemachilus*, zu der unsere Bartgrundel gehört, mit vier Arten in diese Grenzgebiete der Fischverbreitung vordringt, hängt vielleicht damit zusammen, daß in diesen Höhen bei sehr niedrigem Luftdruck die Veratmung von atmosphärischem Sauerstoff, wie sie für unsere Cobitiden nachgewiesen worden ist [26]), diesen Tieren die Beschaffung der nötigen Sauerstoffmenge wesentlich erleichtert.

Einen eigenartigen Zug in dem Bilde der strömenden Binnengewässer bilden die Wanderfische, solche Fische, die zum Laichen entweder vom Meere mehr oder weniger weit in den Flüssen aufsteigen oder, was viel seltener und weniger augenfällig ist, aus den Flüssen ins Meer gehen, wie der Aal. Aufsteigende Wanderfische sind hauptsächlich der Stör und seine Verwandten (*Acipenser sturio* in den Zuflüssen der Nord- und Ostsee, *A. huso* und *A. ruthenus* in denen des Schwarzen Meeres), zahlreiche Lachsartige (*Salmo salar* im Nordatlantik, *Oncorhynchus*-Arten im Nordpazifik, *Coregonus*-Arten im Arktik) und einige Häringsartige (*Alausa alosa* und *A. finta* in Europa, *A. sapidissima* in Nordamerika). Der Aufstieg erfolgt in solchen Flüssen, wo nicht durch die Kultur (Schiffahrt, Regulierung, Verschmutzung) erhebliche Störungen eingetreten sind, oft in gewaltigen Massen. Im Rhein bei Straßburg wurden im Jahre 1647 am einem Tage 143 Lachse gefangen. In den pazifischen Flüssen des nördlichen Amerika, im Columbia und Sacramento, dauert der Aufstieg der „Lachse“ (*Oncorhynchus*) vom Frühjahr bis zum Herbst [27]); die Menge der aufsteigenden Fische ist so riesig, daß man, anstatt sie mit Netzen zu fangen, große Schöpfräder anbringt, deren Schaufeln die Fische auswerfen: ein solches Rad kann an einem Tage bis zu 14000 Stück fangen [28]). Die ungeheuren Scharen des Njelma (*Coregonus leucichthys*) und anderer Coregonen, die im Frühjahr im Ob und Irtysch aufwärts ziehen, geben Veranlassung zu großen Fischzügen der Anwohner. In den verhältnismäßig kurzen Flüssen, die in Ostsibirien von den ochotskischen Küstengebirgen dem Pazifik zuströmen, steigt der Keta (*Oncorhynchus keta*) bis zu den Quellbächen so massenhaft auf, daß die Wasserläufe nicht mehr ausreichen, die Tiere zu fassen: diese ragen mit dem Rücken aus dem Wasser, werden seitlich an die Ufer gedrängt und kommen teils elend um, teils fallen sie in Menge den Vögeln, Bären, Hunden und Menschen zur Beute; wahrscheinlich kehrt

keiner von diesen Wanderern zum Meere zurück, sondern auch solche, die schließlich zum Ablaichen kommen, gehen dann an Erschöpfung zugrunde[29]. Auch im Amazonenstrom werden solche Fischwanderungen häufig beobachtet; sie geschehen zur Zeit des niederen Wasserstandes, wo der Widerstand der Strömung für das Wandern am geringsten ist, und gehen bis zum Pongo des Huallaga, in das Andengebiet; auch hier werden sie unterwegs gezehntet von allen Fischräubern, vom Krokodil, den Reihern, Kormoranen und Falken bis zum Menschen[30].

In den hochnordischen Flüssen bilden solche Wanderfische einen wichtigen Bestandteil der Fauna, indem manche Salmoniden ständig in ihnen zurückbleiben, so daß das ganze Jahr hindurch eine gewisse Anzahl von Stücken dort angetroffen wird[31]. Ganz vom Meere unabhängig sind in den nordsibirischen Flüssen nur zwei Salmoniden-Arten, die Äsche (*Thymallus thymallus*) und eine Forelle (*Salmo coregonoides*); außer diesen aber halten sich dort noch sieben weitere Arten auf. Dieses Wanderleben zwischen Meer und Fluß ist es wohl auch, was gerade den Salmoniden ermöglicht, von allen Süßwasserfischen am weitesten nach Norden vorzudringen; noch auf Grinnelland, in 82° 34' nördl. Br., wurden Saiblinge (*Salmo arcturus* und *S. naresi*) erbeutet.

Die Tierwelt der Quellen bietet eine Anzahl von Besonderheiten. Das Wasser der Quellen ist im Boden der wechselnden Erwärmung durch die Sonne entzogen und besitzt daher beim Austritt aus der Erde, soweit es sich nicht um Thermalquellen handelt, im allgemeinen die mittlere Bodentemperatur, besonders wenn die Quelle tieferen Schichten entstammt oder im Walde zutage tritt. Die Höchsttemperatur liegt daher niedrig, und die Temperaturschwankung ist gering; in unseren Mittelgebirgen erhebt sich die Temperatur des Quellwassers selten über 13°, und der größte Umfang der Schwankung beträgt 12°, kann aber bis 0,8° sinken. So finden also stenotherme Kaltwassertiere hier einen günstigen Wohnplatz. Andererseits stehen die Quellen mit unterirdischen Wasserläufen in offener Verbindung, und so kommen in ihnen nicht selten Tiere zutage, die für gewöhnlich in dem Grundwasser der Spalten und des Höhlengeklüfts leben.

Man unterscheidet die Quellen in Sturzquellen (Rheokrenen) und Tümpelquellen (Limnokrenen)[32]. Jene kommen mit wagrechtem oder fallendem Ausfluß aus dem Boden, und ihr Wasser eilt sofort mit stärkerem oder schwächerem Gefälle zu Tale; sie tragen mehr das Gepräge des Bergbachs, auch in ihrer Bewohnerschaft. Die Tümpelquellen dagegen haben meist einen mehr oder weniger senkrecht aufsteigenden Ausfluß, und das Wasser füllt eine Mulde aus, ehe es abfließt; sie haben in ihren Eigenschaften manches mehr mit stehenden Tümpeln gemein, und damit stimmt auch die Zusammensetzung ihrer Tierwelt. Im allgemeinen ist die Bewohnerschaft der Sturzquellen eigenartiger als die der Tümpelquellen.

Zu den stenothermen Kaltwassertieren, die in den Quellen leben, gehört vor allem die Alpenplanarie (*Planaria alpina*) mit ihrem um 6—8° gelegenen Temperaturoptimum (vgl. S. 321), ferner eine Anzahl Wassermilben und, als ausschließliche Quellbewohner, die Kiemenschneckchen

der Gattung *Bythinella* (Temp.-Optimum 8°, Max. 12°, Min. 3° C)[33]. Von Vertretern der unterirdischen Fauna kommen in unseren Quellen zutage: die Strudelwürmer *Dendrocoelum infernale* und *Planaria vitta*, der Borstenwurm *Haplotaxis gordioides*, ferner die Höhlenassel (*Asellus cavaticus*) und der Höhlenflohkrebs (*Niphargus puteanus*) und von Schnecken die *Lartetia*-Arten in zahlreichen Lokalformen, im Gebiet von Jura und Muschelkalk, oft nur als leere Gehäuse[34]. Dazu kommen gewöhnliche Bachbewohner, wie das Mützenschneckchen (*Ancylus fluviatilis*), der Bachflohkrebs (*Gammarus pulex*) und zahlreiche Insektenlarven, weiterhin eine Anzahl Ubiquisten, wie Formen der Erbsenmuschel (*Pisidium*) auf Schlammgrund, und Schnecken (vor allem häufig *Limnaea truncatula*, auch *L. ovata*, *Bythinia tentaculata*).

Die Herkunft mancher Quellbewohner aus unterirdischen Gewässern ist besonders auffällig an Fischen, die in den Quellen und artesischen Brunnen der Sahara gefunden werden[35]; sie gehören sechs verschiedenen Gattungen an. Diese Fische scheinen zeitweilig in unterirdischen Becken leben zu können, mit denen die Quellen in Verbindung stehen; daher kommen sie oft in sehr kleinen Quellen massenhaft vor und treten zuweilen plötzlich in der Mündung neugebohrter Brunnen auf. In manchen Quellen ist außer den Fischen kein Leben zu finden, und die Tiere sind abgemagert und so hungrig, daß sie sich selbst auf die Haut der Badenden stürzen.

Ganz allgemein ist die Bewohnerschaft der Quellen spärlich, wegen der geringen Nahrungsmenge, die hier zu Gebote steht; es sind kleine, unscheinbare Formen, und wenn sie eine weitere Verbreitung haben, z. B. *Gammarus pulex* oder *Limnaea ovata*, sind sie kleiner als ihre Artgenossen in größeren Gewässern. Neben dem Nahrungsmangel mag hierfür auch noch die Enge des Lebensraums in Betracht kommen.

Literatur.

1) A. S. Skorikow, Biol. Cbl. 22, S. 551—570. — **2)** R. Woltereck, Int. Rev. Hydrob. 1, S. 303. — **3)** *Lauterborn, Rheinstrom 1, S. 50 Anm. — **4)** A. S. Skorikow, Biol. Cbl. 24, S. 353—366 u. 385—391. — **5)** R. Volk, Verh. Naturw. Ver. Hamburg (3) 15, S. 43. — **6)** *Lauterborn, Rheinstrom 1, S. 10. — **7)** *Steinmann, Praktikum I, S. 17. — **8)** K. Smolian, Merkbuch der Binnenfischerei. Berlin 1920, 1, S. 328—331. — **9)** A. van Bemmelen bei Herklots, Bouwstoffen voor eene Fauna van Nederland 3, 1866. — **10)** *Fatio, Faune des Vertébrés de la Suisse, 3 u. 4, 1882 u. 1890. — **11)** M. M. Ellis, Univ. of Colorado Studies, 9, S. 117 f. — **12)** W. Voigt, ZJb. Syst. 8, S. 131—176; Verh. naturh. Ver. Rheinl.-Westf. 58, S. 223—246; 61, S. 103—178; 62, S. 179—218. — **13)** Vgl. Schilderungen von Réaumur, Mém. pour serv. à l'hist. des insectes, Amsterdam 1748, 6, 2. Teil, S. 292. J. C. Schaeffer, Das fliegende Uferaas, 1757. C. Cornelius, Beitr. z. Kenntnis der Palingenia, Elberfeld 1848. — **14)** Mitt. Zool. Museum Hamburg 34, S. 130 f. — **15)** K. Kräpelin, Die Deutschen Süßwasserbryozoen I, 1880, S. 121. — **16)** P. Schiemenz in „Aus deutscher Fischerei", Neudamm 1911, S. 75—82. — **17)** P. Steinmann, Ann. Biol. lacustre 2, S. 30—150. A. Thienemann, Int. Rev. Hydrob. Biol. Suppl. IV. Serie 1912. G. Ulmer, Unsere Wasserinsekten, Leipzig 1911. Ders.,

Aus Seen und Bächen. Leipzig 1913. — **18**) Day in *Blanford, Fauna of India 1. — **19**) P. N. van Kampen, Nat. Tijdschr. voor Nederl. Indie Deel 69, S. 25. — **20**) F. F. Laidlaw, Proc. Zool. Soc. 1900, S. 886. — **21**) *Whitehead, Kina Balu, S. 280. — **22**) S. S. Flower, Proc. Zool. Soc. 1899, S. 885—916. — **23**) G. Surbeck, Schweizer F.-Ztg. Sept. 1914, Nr. 9. — **24**) *Grote, Voigt, Hofer, Fische, S. 302. — **25**) *Prschewalski, Reisen in Tibet, S. 112. — **26**) E. Babák, Biol. Cbl. 27, S. 697 bis 703. — **27**) *Jordan and Evermann, Fishes, S. 475ff. — **28**) F. Doflein, Von den Antillen zum fernen Westen, Jena 1900, S. 162. — **29**) *von Middendorf, Sibirische Reise, S. 1131f. — **30**) *Pöppig, Chile 2, S. 424. — **31**) *v. Middendorf, Sibir. Reise, S. 1143ff. — **32**) K. Bornhauser, Int. Rev. Hydrob., Biol. Suppl. 5. — **33**) A. Bregenzer, ZJb. An. 39, S. 277. — **34**) D. Geyer, ZJb. Syst. 26, S. 591—620. — **35**) E. Blanc, Mém. Soc. Z. France 8, S. 164—172.

XVIII. Die stehenden Binnengewässer.

Das Fehlen der Strömung in den stehenden Gewässern ist in mehrfacher Beziehung für die Beschaffenheit ihrer Lebewelt bestimmend. Im Fluß kann eine Anreicherung des Wassers mit den Nährstoffen, die der Pflanze zum Leben notwendig sind, und deren Menge die Fruchtbarkeit des Gewässers wesentlich beeinflußt, nur in beschränktem Maße stattfinden. Alle Salze, die aus dem Boden gelöst oder bei der Zersetzung von Pflanzen- und Tierleichen frei geworden oder durch Regen eingeschwemmt worden sind, werden beständig fortgenommen und dem Meere zugeführt. Am günstigsten liegen noch die Verhältnisse in dem träge fließenden Unterlauf des Flusses, mit seinem weniger schnell enteilenden, salzreicheren und von Detritus getrübten Wasser. In den stehenden Gewässern aber bleiben die aus dem Boden gelösten Stoffe ungemindert beisammen, und auch jene lebenswichtigen Stoffe, die schon für den Aufbau von Lebewesen Verwendung gefunden hatten, finden bei deren Tod ihren Weg meist wieder in das Wasser zurück. Das stehende Gewässer ist ein in sich abgeschlossener, ein fast autarkischer Lebensraum. Freilich gibt es unter den stehenden Gewässern wieder zahlreiche Abstufungen nach ihrer Lebensfülle. Wenn man von der Beschaffenheit des Untergrundes und seinem Reichtum an Nährsalzen ganz absieht, erwachsen aus dem verschiedenen Verhältnis der Wassermasse zur Bodenfläche wichtige Unterschiede. Im See kommt auf 1 m^3 Wasser weniger Bodenfläche als im Teich, und hier wieder weniger als im Tümpel; in tiefen Seen ist das Verhältnis ungünstiger als in flachen. Mit Zunahme der Bodenfläche, besonders der belichteten Bodenfläche, steigt aber im allgemeinen die Menge der Lebewesen. Während also in fließenden Gewässern die kleinen und kleinsten, wegen ihrer meist lebhaften Wasserströmung, weniger belebt sind als die großen, soweit sie langsam fließen, sind umgekehrt in stehenden Gewässern die kleineren vor den größeren begünstigt. Wie

nach diesen Überlegungen zu erwarten ist, bewirkt die Durchströmung eines Sees durch einen Fluß, daß die Gunst der Lebensbedingungen abnimmt. Stingelin[1]) sagt, daß sich der Reichtum eines stehenden Gewässers an Cladoceren mit zunehmendem Durchfluß mindert, und Kofoid[2]) stellt allgemein das Gesetz auf, daß in Seen mit Abflüssen die Planktonerzeugung in umgekehrtem Verhältnis steht zur Zeit der Wassererneuerung (im Genfer See 7—8 Jahre), also bei langsamer Erneuerung am größten ist.

Die Strömung des Wassers hat in den Flüssen vielfach einen steileren Abfall der Ufer zur Folge; mindestens bei Hochwasser werden durch seitliche Erosion die Uferwände abgeschliffen und ihre Böschung steiler gemacht. In stehenden Gewässern dagegen ist viel häufiger der Abfall der Ufer ein ganz allmählicher, und daher bildet sich ein oft sehr breiter Saum von Bewuchs auf der Uferbank, dieser birgt ein reiches Tierleben, und durch den Zerfall abgestorbener Pflanzen wird auch der übrige Teil des Gewässers mit Detritus gut versorgt.

Mit dem Fehlen der Strömung hängt es auch zusammen, daß die schwebende Lebewelt des freien Wassers, das Plankton, in den stehenden Gewässern viel günstigere Bedingungen findet als in den Flüssen. Ein autochthones Flußplankton gibt es ja kaum; unaufhörlich werden die Planktonten dem Meere zugetragen, wo sie zugrunde gehen und als Nahrung und Düngung dienen. Von den Fischen abgesehen, vermögen nur Tiere, die in den Boden eingegraben sind oder sich zwischen Pflanzen und Steinen festhalten können, der Strömung zum Trotz sich an ihrem Platz zu halten. Im stehenden Wasser dagegen spielt die Lebewelt des freien Wassers neben der des Bodens eine bedeutende Rolle.

Auf eine eigenartige Besonderheit, die wohl auch mit der Strömung zusammenhängt, mag hier noch hingewiesen sein. Die Muschel *Anodonta*, die meist in stehendem, aber auch in langsam fließendem Wasser vorkommt, ist gewöhnlich zwitterig; es kommen aber auch getrennt geschlechtliche Stücke vor. Neuerdings glaubt Weißensee[3]) gefunden zu haben, daß der Normalzustand der Anodonten des stehenden Wassers die Zwittrigkeit ist, während die des fließenden Wassers getrennt geschlechtlich sind, wobei die Übertragung des Samens von den männlichen zu den weiblichen Stücken durch die Strömung befördert würde.

Die stehenden Gewässer sind durch ihre Größe in höherem Maße verschieden als die Flüsse. Vom Kaspisee mit 438000 km² Fläche und dem Oberen See Nordamerikas mit 82360 km² finden sich zahlreiche Abstufungen bis zu den Teichen, Tümpeln und Pfützen. Auch die Tiefen sind überaus verschieden; nur in ganz wenigen Fällen erreichen sie mehr als 1000 m (Baikalsee 1523 m, Tanganjikasee 1435 m), und selten sind die Tiefen von mehr als 400 m; von da ab aber sind wiederum alle Abstufungen bis zur seichten Pfütze vorhanden, und durchaus nicht immer steht die Tiefe in einem bestimmten Verhältnis zur Flächenausdehnung. Die Größenverhältnisse sind nicht ohne Einfluß auf die Lebensfülle. Wie schon oben berührt, ist bei kleinen, flachen Gewässern die Bodenfläche im Verhältnis zur Wassermasse

größer, die Menge der aus dem Boden stammenden gelösten Salze unter sonst gleichen Bedingungen reichlicher, sie sind daher für das Gedeihen der Lebewesen günstiger. Die Uferlinie ist im Verhältnis zur Fläche länger, und daher die Ufervegetation reicher. Ein viel größerer Teil des Wassers wird von den Strahlen des Sonnenlichts durchsetzt, wodurch die Entwicklung der Pflanzen gefördert wird. Die Bedingungen für die Sauerstoffversorgung sind günstiger bei flacheren Gewässern, da hier die Oberfläche im Verhältnis zur Wassermasse größer ist als bei tieferen. So ist im Bodensee[4]) der Obersee mit seinen 475 km^2 Fläche und seiner Tiefe bis über 200 m viel ärmer an Tierleben, sowohl am Boden wie im freien Wasser, als der mit ihm verbundene Untersee mit 63 km^2 Fläche und einer Höchsttiefe von 45 m, der aber eine viel geringere mittlere Tiefe gegenübersteht — weite Strecken sind nur wenige Meter tief. Von den Holsteiner Teichen, die Apstein[5]) untersucht hat, sind die planktonreichen alle verhältnismäßig klein und flach (höchstens 7 m tief, meist viel geringere Tiefen), und solche, die eine bedeutendere Größe haben und deren Tiefe 25 m und mehr erreicht, gehören durchweg zu den planktonarmen. Von 20 schwedischen Seen, die Alm[5]) untersuchte, hat der kleinste (mit 31 ha) die größte Menge Bodenfauna und den höchsten Fischertrag (113 kg auf 1 ha); der Ertrag der größten (Vänern 566800 ha, Mälarn 116200 ha) ist viel geringer und beträgt nur 1,4 bzw. 2,7 kg auf 1 ha. Die verhältnismäßig größte Masse von Lebewesen findet man in kleinen Teichen (Dorfteichen u. dgl.) mit reicher Düngung.

Von besonderer Wichtigkeit für das Leben in den stehenden Gewässern ist ihre Thermik[6]). Das Wasser schichtet sich, infolge seines hohen Flüssigkeitsgrades, stets nach der Dichte. Mit zunehmender Abkühlung steigt die Dichte des Wassers, bis es bei $+ 4^0$ seine größte Dichte erreicht hat und sich bei weiterem Sinken der Temperatur wieder ausdehnt und leichter wird. Wenn sich eine Wassermasse abkühlt, so geschieht das durch Ausstrahlung von Wärme an der Oberfläche; dadurch werden die oberflächlichen Schichten dichter und sinken in die Tiefe, bis sie an eine Schicht von gleicher Temperatur kommen, und an ihrer Stelle steigen wärmere Wassermassen auf, um nach Abkühlung ebenfalls in die Tiefe zu sinken. Bei andauernder Abkühlung wird schließlich ein Zustand eintreten, wo die ganze Wassermasse eine gleichmäßige Temperatur von $+ 4^0$ zeigt. Weitere Abkühlung der Oberfläche bewirkt dann aber, daß das Wasser sich wieder ausdehnt und leichter wird; die kühlere Schicht bleibt oben, und bei der geringen thermischen Leitungsfähigkeit des Wassers dringt die Abkühlung nur langsam in tiefere Schichten, vollends wenn eine Eisdecke weitere Wärmeabgabe erschwert. Wenn dagegen eine kalte Wassermasse, die sich unter $+ 4^0$ abgekühlt hat, erwärmt wird, so werden die obersten Schichten durch die Erwärmung, etwa von 0^0 auf 1^0, dichter und sinken in die Tiefe, und dieser Vorgang wird sich so lange wiederholen, bis die ganze Wassermasse gleichmäßig auf 4^0 erwärmt ist. Weitere Erwärmung dringt dann nur langsam in die tieferen Schichten ein. Wenn die Oberfläche wärmer als $+ 4^0$ ist, nimmt die Temperatur nach der

Tiefe ab; das nennt man direkte Schichtung; ist die Oberfläche kälter als 4°, dann nimmt die Temperatur nach der Tiefe zu: verkehrte (inverse) Schichtung (Fig. 92).

Die durch die Abkühlung und Erwärmung hervorgerufenen Wasserströmungen, die Konvektionsströmungen, sind für die Versorgung der tieferen Wasserschichten mit Sauerstoff von der größten Wichtigkeit. Sie müssen sich mit besonderer Regelmäßigkeit dort abspielen, wo die größten Wärmeschwankungen vorkommen, nämlich in den gemäßigten Gürteln, während sie in den polaren Gebieten einerseits, in den tropischen und subtropischen andererseits viel beschränkter sind.

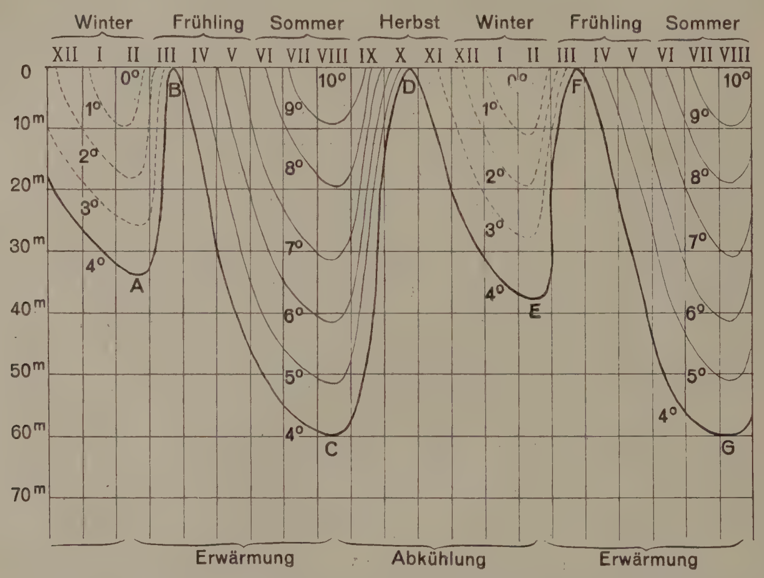


Abb. 92. Schema des Wärmehaushalts in einem Wasserbecken des gemäßigten Gürtels im Laufe des Jahres. Nach Forel. Die Isothermen sind bei direkter Schichtung (B—D, F—G) ausgezogen, bei inverser Schichtung (A—B, D—F) punktiert. Frühjahrszirkulation bei A—B und E—F; Herbstzirkulation bei C—D. Sommerstagnation bei B—C und F—G.

Der Wärmehaushalt eines stehenden Gewässers wird in der gemäßigten Zone durch den Wechsel der Jahreszeiten sehr stark beeinflußt. Im Winter wird zu einer bestimmten Zeit das Wasser gleichmäßig + 4° messen; kühlt es sich an der Oberfläche weiter ab, so tritt verkehrte Schichtung ein, ohne daß dabei Konvektionsströmungen entstehen (Winterstagnation, bei uns etwa Januar bis Ende Februar). Dann setzt die Erwärmung ein, die bis zur Erreichung der Höchsttemperatur andauert; sie führt zunächst zu Konvektionsströmungen, bis wieder gleichmäßige Temperatur von 4° erreicht ist (Frühjahrszirkulation). Danach geht, von Ende April Anfang Mai ab, die Erwärmung der Oberflächenschichten weiter (Sommerstagnation), bis die erneute Abkühlung (Herbstzirkulation) wieder zu Konvektionsströmungen führt. Das Wasser von 4° nimmt also immer den ganzen Boden eines tieferen Beckens ein; aber zweimal im Jahre steigt es bis zur Ober-

fläche, im Frühjahr und im Herbst; dann hat die ganze Wassermasse eine gleichmäßige Temperatur. Zwischen diesen zwei Punkten beschreibt die 4°-Isotherme eine Kurve, die im Sommer tiefer herabsteigt als im Winter und über der sich das Wasser im Sommer in direkter, im Winter in inverser Schichtung aufbaut (Abb. 92).

Aber auch im Wechsel von Tag und Nacht kommt es zu Konvektionsströmungen. Der täglichen Erwärmung im Sommer folgt bei Nacht eine Abkühlung, die ein Absinken der obersten Schichten bis zur Schicht gleicher Temperatur bewirkt. Dadurch wird zugleich ein Wärmeausgleich zwischen diesen Schichten eintreten, so daß die obersten Schichten nur wenig in ihrer Temperatur verschieden sind. Diese Konvektionsströmungen gehen aber nur bis zu einer gewissen Tiefe;

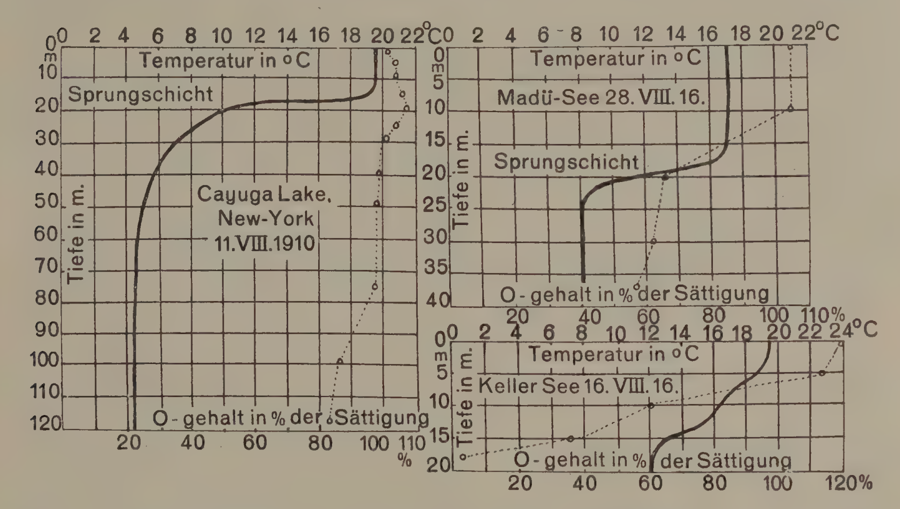


Abb. 93. Temperaturkurven (———) und Kurven des Sauerstoffgehalts (··········) in % der Sättigung für den Cayuga-See, New-York, den Madü-See, Pommern und den Keller-See Holstein. Nach A. Thienemann.

unterhalb davon erwärmt sich das Wasser nur durch Wärmeleitung, und das geht sehr langsam. So tritt dann unterhalb der Stelle, bis zu der die täglichen Konvektionsströmungen im Sommer reichen, ein schneller Abfall der Temperatur ein. Diese Schicht wird als Sprungschicht (Metalimnium) bezeichnet (Abb. 93); das darüber liegende Wasser heißt Oberwasser (Epilimnium), von der Sprungschicht bis zum Boden reicht das Unterwasser (Hypolimnium). Die Sprungschicht ist natürlich nur während der Sommerstagnation vorhanden; sie sinkt bei Beginn der Herbstzirkulation immer tiefer und verschwindet schließlich. In verschiedenen Seen ist die Lage der Sprungschicht verschieden tief: im Mansfelder See (nur im Juli) zwischen 1 und 3 m[7]), im Sakrower See bei Potsdam (Abb. 100) zwischen 6 und 8 m[8]), im Bodensee (Abb. 99) zwischen 16 und 20 m[9]), im Madü-See (Abb. 93) zwischen 18 und 22 m[10]), ähnlich im Cayuga-See.

Diese Art der Temperaturschichtung trifft für das freie Wasser tieferer Seen zu. Im Ufergebiet solcher Seen und in flachen Seen, be-

sonders wenn sie der Durchmischung durch den Wind ausgesetzt sind, ist die Temperatur gleichmäßiger durch die ganze Tiefe verteilt; so ist der größte Unterschied zwischen der Temperatur der Oberfläche und der Tiefe in dem bis 7 m tiefen Mansfelder See[7]) 5,5 ⁰ (an einem Julitag), die nächstgroßen Unterschiede waren 2,2 ⁰, 1,8 ⁰, 1,5 ⁰, aber oft weniger als 1 ⁰.

Forel[6]) hat mit Rücksicht auf ihre Thermik die Seen in drei Typen eingeteilt, je nachdem das Wasser stets warm (über + 4 ⁰) ist (tropische Seen), abwechselnd warm und kalt (temperierte Seen) oder immer kalt (polare Seen). Die tropischen Seen sind immer direkt geschichtet. Die polaren Seen besitzen immer kaltes Wasser, dessen Temperatur geringer als + 4 ⁰ ist, die thermische Schichtung ist stets verkehrt; während der sommerlichen Wärmezufuhr gleicht sich die Temperatur zwischen Oberfläche und Tiefe aus, die Schichtung verschwindet; während der überwiegenden Wärmeabgabe in der kalten Jahreszeit verschärft sie sich. Die temperierten Seen verhalten sich, wie oben geschildert: im Sommer gleichen sie dem tropischen, im Winter dem polaren Typ, im Frühjahr und Herbst treten die ausgleichenden Zirkulationen ein.

Seen vom tropischen Typ werden in den Tropen und Subtropen allgemein verbreitet sein; aber auch die Seen am südlichen Fuß der Alpen, wie Gardasee und Genfer See, gehören hierher. Polare Seen kommen im arktischen Gebiet und im Hochgebirge, in der Nähe der Gletscher vor; aber auch sonst, wo die Oberfläche im Verhältnis zur Wassermasse klein ist, also bei tiefen Seen, sind in subpolaren Gegenden die Bedingungen für den polaren Typ gegeben; selbst der Baikalsee (in 51—55 ⁰ nördl. Br.) und der Teletzky-See im Altai gehören diesem Typ an. Dagegen der flache Enare See in Lappland, nördlich vom Polarkreis, erwärmt sich im Sommer so, daß direkte Schichtung eintritt, gehört also zum gemäßigten Typ. Tiefe Seen neigen, je nach dem Klima, entweder zum polaren oder zum tropischen Typ, seichte Seen dagegen weisen meist (außer natürlich in den Tropen und Subtropen) den gemäßigten Typ auf[11]).

Die Konvektionsströmungen sind von wesentlicher Bedeutung für die Sauerstoffverteilung in stehenden Gewässern. In fließenden Wassermassen treten auch bei langsamer Strömung ständig Umlagerungen auf, wodurch Wasserteilchen, die sich an der Oberfläche mit O_2 beladen haben, in die Tiefe geschafft werden. Anders bei den stehenden Gewässern. Sollte ein Sauerstoffteilchen ohne Wasserbewegung, nur durch Diffusion, von der Oberfläche bis zur Tiefe von 250 m (wie etwa im Bodensee) fortschreiten, so würden dazu 42 Jahre erforderlich sein[12]). Zuflüsse von niederer Temperatur können auch bei Seen von tropischem Typ, wie dem Comer und Genfer See, das Unterwasser mit O anreichern, denn ihr Wasser sinkt unter das höher temperierte Oberflächenwasser in die Tiefe. Wo aber Zuflüsse solcher Art fehlen, da setzen in den Seen von gemäßigtem Typ die beiden großen Umschichtungen im Frühjahr und Herbst das Wasser bis in große Tiefen in Bewegung. Während des Sommers aber ist zwar das Oberwasser

gut durchmischt und reich an O. Der O-Gehalt des Unterwassers aber ist abhängig von der O-Zehrung, die dort stattfindet. In Gewässern, deren Boden hauptsächlich von mineralischen Sinkstoffen gebildet wird, sinkt der O-Gehalt am Boden des Gewässers höchstens auf 70 % der Sättigung (Abb. 93: Cayuga-See). Wo aber ein Tiefenschlamm mit reichlichen Mengen zerfallender organischer Stoffe vorhanden ist, wird der O_2, besonders bei geringer Tiefe des Gewässers, viel weiter aufgebraucht (Abb. 93: Madü-See), so daß oft nur noch 40 oder weniger Prozent der Sättigungsmenge vorhanden sind oder O_2 in den tiefsten Schichten über dem Boden ganz fehlt (Abb. 93: Keller-See); die Abnahme des O_2-Gehalts beginnt mit der Sprungschicht (Abb. 93)[10]. In solchen Gewässern ist dann die Bodenbevölkerung stark beeinträchtigt. In flachen Seen freilich, die der Wind durchmischen kann (Mansfelder See, Balaton-See) herrscht in der Tiefe kein Sauerstoffmangel.

In stehenden Gewässern tritt, vor allem bei Fehlen eines Abflusses, zuweilen eine Anreicherung mit chemischen Stoffen ein, die das Leben in ihnen beeinträchtigt. Bei strömenden Wasserläufen wird größerer Gehalt an Kochsalz, Kalk, Schwefelwasserstoff, Humusstoffen meist durch Mischung bald ausgeglichen. Gewässer mit hohem Gehalt an derartigen Beimengungen findet man daher vorwiegend unter den stehenden Wasserbecken. Sie sollen weiter unten betrachtet werden (Kap. XIX); hier sei zunächst von den Süßwasserbecken die Rede.

1. Seen.

Nach ihrer Größe teilen wir die stehenden Gewässer ein in Seen und Kleingewässer, und diese wieder in Teiche, Tümpel, Pfützen usw. Dazwischen sind freilich keine scharfen Grenzen, sondern es sind ganz allmähliche Übergänge vorhanden. Die Betrachtung der Seen soll uns die Grundlagen für das Tierleben in stehenden Gewässern liefern.

Als See bezeichnet man „eine allseitig geschlossene, in einer Vertiefung des Bodens befindliche, mit dem Meere nicht in unmittelbarer Verbindung stehende stagnierende Wassermasse“ (Forel), bei der der Uferbewuchs nicht bis in die größte Tiefe reicht, wo also eine mittlere, von Pflanzenwuchs freie Zone vorhanden ist. Der See besitzt also, im Gegensatz zum Teich, offenes Wasser, er hat ein Pelagial. Dadurch sind die Verhältnisse des Sees denen des Meeres ähnlicher; aber dies Pelagial überwiegt im allgemeinen das Benthal weit weniger, als das beim Meere der Fall ist.

Die Lebensbezirke des Sees sind, wie im Meere, das Benthal und das Pelagial. Das Benthal zerfällt wieder in den Ufergürtel (Litoral) und die Tiefenregion (profundes, eventuell abyssales Benthal). Der Ufergürtel wird so weit gerechnet, als grüne Pflanzen auf dem Boden des Sees wachsen. Die Tiefengrenze, bis zu der er reicht, wechselt in den verschiedenen Seen. In den Holsteinschen Seen erstreckt sich der Ufergürtel bis 5 m Tiefe, in den Dänischen (z. B. Furesee) bis 8—9 m, im Starnberger See bis 12 m, in den Juraseen bis 13 m, im Untersee bis 17 m, im Bodensee, dem Vierwaldstätter See, dem Genfer See, dem Vättern- und anderen großen Seen bis etwa 30 m. Das hängt

hauptsächlich ab von der Durchsichtigkeit des Seewassers, und diese ist um so größer, je ärmer der See an Plankton ist (s. unten). Bei sanftem Abfall, der zur Bildung einer Uferbank führt, ist das Litoral breit; bei Abschüssigkeit des Ufers, wie z. B. an manchen Stellen des Vierwaldstätter Sees oder an den Schottischen Lochs, kann es ganz fehlen.

Die Tiefenregion bildet der übrige Seeboden. Nach der Beschaffenheit ihrer Tierwelt läßt sie sich nach oben nicht scharf abgrenzen. Die der Grenze des Ufergürtels zunächst gelegenen Teile des Benthals sind zuweilen durch reiches Molluskenleben ausgezeichnet und werden dann als Sublitoral gesondert. Eine abyssale Tiefe, entsprechend der des Meeres, in die kein Licht mehr eindringt, fehlt bei der geringen Tiefe der meisten Binnenseen; nur beim Baikal-, Tanganjika- und Kaspisee kann man von einer solchen sprechen. Das Gebiet unter dem Sublitoral wird als profundes Benthal bezeichnet.

Der Ufergürtel enthält bei weitem das reichste Tierleben im See. Wenn man mit Seligo in unseren süßen Gewässern etwa 2000 Tier-

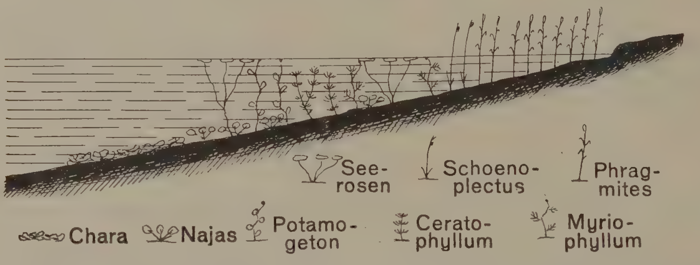


Abb. 94. Schema des Uferbewuchses an einem See. (Es gibt zahlreiche Abweichungen!) In Anlehnung an A. Brutschy.

arten annimmt, so ist davon die Mehrzahl Uferbewohner. Das Litoral bietet den Tieren Untergrund am Boden und auf dem Bewuchs; die Pflanzenwelt liefert Unterschlupf gegen die Feinde und Schutz gegen die Wellen, gibt Nahrung und macht reichlich Sauerstoff frei; die Temperatur ist hier im Sommer am höchsten. So findet sich hier die größte Mannigfaltigkeit der Seetiere zusammen.

Der Ufergürtel zerfällt in eine Reihe von Stufen. Zu äußerst, im seichtesten Wasser, stehen die Dickichte hochhalmiger Gräser und Riedgräser, die Schilf- und Rohrwälder, die wieder eine Menge von Sumpfgewächsen zwischen sich bergen; dann folgt ein Streifen von Schwimmpflanzen, wie Laichkraut (*Potamogeton*), Seerosen (*Nymphaea*), *Ceratophyllum*, *Myriophyllum*; schließlich kommt eine Zone untergetauchter Pflanzen: Wasserpest (*Elodea*), Brachsenkraut (*Isoëtes*) und Armleuchtergewächse (Characeen) (Abb. 94). Die Breite dieser Stufen ist um so größer, je seichter der Abfall des Ufers ist. An Stellen, gegen die bei den vorherrschenden Winden die Wellen stark angetrieben werden, fehlt der Pflanzenbewuchs; dort wird aller lockere Boden fortgewaschen und es bildet sich ein Brandungsufer von kiesigem oder sandigem Strand, der seine besondere, ärmliche Tierwelt beherbergt.

Die Lebensbedingungen sind im Ufergürtel größerem Wechsel unterworfen als in den übrigen Teilen des Sees. Die Erwärmung des Wassers geschieht, dank der Nähe des Seebodens, schneller als im freien Wasser. Besonders an südexponierten Küsten macht sich das sehr bemerkbar, und Wesenberg-Lund[13]) konnte an einem solchen Ufer mittags in der Sonne + 17,2° C messen, während im freien Wasser an der Oberfläche + 2,5° C vorhanden war. Daher ziehen sich manche Insektenlarven (*Corethra,* Libellen) zur Verwandlung nach solchen sonnenbestrahlten Uferstrecken zusammen. Ebenso geht die Abkühlung rascher vor sich, da die gekühlten Wassermassen nicht in größere Tiefen sinken können, also immer wieder neuer Abkühlung ausgesetzt werden; deshalb bildet sich im Winter eine Eisdecke zuerst am Ufer. Die Brandung des Wassers am Ufer ist bedeutungsvoll zur Zerreibung von Tierexkrementen und Resten abgestorbener Lebewesen; sie sorgt für Detritusbildung und zeitweiliges Aufwirbeln dieser Nährmassen. Das ist insonderheit für die zahlreichen Detritusfresser vorteilhaft und befördert deren Gedeihen, und nach dieser Bodennahrung, den Schlammwürmern, Muscheln und Mückenlarven, ziehen sich die Fische. So zeigt denn die fischereiliche Erfahrung, daß die Ufer mit Wind, also bei den meisten der norddeutschen Seen die Nordostufer, bei den Strandseen der Ostsee auch die Südostufer, reicheren Fischertrag liefern als die windgeschützten Ufer[14]). Andererseits wird eine kräftigere Brandung für manche Lebewesen verhängnisvoll; vor allem am pflanzenlosen Brandungsufer werden bei stärkerem Wind Steine und Kies hin- und hergeworfen oder gar Eisschollen angetrieben, wodurch die Bewohner des Ufers zerquetscht werden.

Am schädlichsten für das Tierleben des Ufergürtels aber sind die Schwankungen des Wasserspiegels, die bei vielen Seen regelmäßig auftreten. Besonders in den Gebirgsseen bewirkt periodisches Anschwellen und Versiegen der den Gletschern entströmenden Zuflüsse ein entsprechendes Steigen und Fallen des Spiegels, z. B. beim Lüner See um 5 m, beim Bodensee im Laufe des Jahres durchschnittlich um 2,2 m, im Höchstfall um mehr als 3 m. Doch auch bei Seen der Ebene tritt ähnliches auf; im Furesee (Dänemark) beträgt die jährliche Niveauschwankung 1 m. Auf solchen zeitweilig trockenliegenden Teilen des Ufergürtels kommt natürlich nur eine kleine Auswahl der Uferbewohner vor, die imstande ist, der Ungunst der Verhältnisse zu trotzen: bewegliche Tiere, die den Schwankungen zu folgen vermögen, wie Krebstierchen, Rädertiere, Insekten, Wassermilben; Tiere, die sich durch Einkapselung vor dem Austrocknen schützen können, wie manche Protozoen, oder die das Eintrocknen ertragen (Fadenwürmer, Bärtierchen, manche Rädertierchen und Copepoden); oder schließlich amphibisch lebende Tiere, wie der Pferdeegel und viele Schnecken, vor allem *Planorbis rotundatus.* Dagegen fehlen die festsitzenden und wenig beweglichen Tierformen, wie Schwämme, Moostierchen und Muscheln.

In dem Gebiet des reichen Pflanzenwuchses findet sich unter und zwischen den Pflanzenblättern und am Boden ein mannigfaltiges und beachtenswertes Tierleben von Pflanzen- und Detritusfressern und

den ihnen folgenden Räubern. Dort wohnt eine reiche Protozoenfauna, Strudelwürmer, Egel und Borstenwürmer, Rädertiere, diese besonders reichlich dort, wo *Myriophyllum* am dichtesten wächst[15]). Dort halten sich zahlreiche Wasserflöhe, teils im Schlamm wie *Ilyocryptus* und *Rhynchotalona* (Abb. 95), teils zwischen den Pflanzenblättern, in Chararasen z. B. die mit Haftorganen ausgerüsteten *Sida, Simocephalus* und *Eurycercus*, dazu Copepoden, Wasserassel und Flohkrebs. Dort lebt eine große Menge von Schnecken und Muscheln. Vor allem aber bildet der bewachsene Ufergürtel den Hauptschauplatz für das Insektenleben[16]); Larven und fertige Tiere finden hier Nahrung und Ruhepunkte, sowie Klettergerüste, um an der Oberfläche ihr Bedürfnis nach Atemluft zu befriedigen; im Winter sammelt sich der von den Pflanzen bei der Assimilation freigemachte Sauerstoff unter dem Eis in großen Blasen an und kann von den Insekten mit offenem Tracheensystem veratmet werden. Im Gegensatz zu den Luftinsekten sind die Wasserinsekten allermeist nicht an besondere Pflanzen gebunden; nur *Stratiotes*



Abb. 95. Litorale schlammbewohnende Wasserflöhe: a) *Iliocryptus sordidus;* b) *Rhynchotalona falcata*, mit dem Rostrum im Schlamm wühlend. Vergr. 25 fach. Nach A. Frič und V. Vávra (a) und O. Herr (b).

aloides hat seine eigene Fauna (die Raupe von *Paraponyx stratiotata*, mehrere Chironomidenlarven, die Köcherfliege *Agrypnia pagetana*, die Libellenlarve von *Aeschna viridis*). An den Rohrstengeln, auf Steinen, Baumästen u. dgl. wachsen Spongillen und zuweilen viele Arten von Moostierchen (im Lac de Joux des Schweizer Jura sieben Bryozoenarten nach Duplessis). Eine große Anzahl von Fischen findet im Gebiet des Pflanzenwuchses reiche Äsung und, vor allem in ruhigen Buchten, günstige Gelegenheit zum Ablaichen; daher ist denn auch Fischbrut in diesen Teilen des Sees reich vertreten. So kommt es, daß die Ausbildung des bewachsenen Ufergürtels den Fischreichtum eines Sees wesentlich mitbestimmt. Der Königssee, ohne Uferbank, liefert im Jahr für 1 ha 1 kg Fischfleisch; der Bodensee, dessen Ufergürtel durch die beträchtlichen Schwankungen des Wasserspiegels in seiner Fruchtbarkeit leidet, liefert 8 kg; der Chiemsee mit seichtem, stellenweise recht breitem, gut bewachsenem Ufergürtel, liefert entsprechend 20 bis 25 kg Fischfleisch[17]).

Das Brandungsufer, dem der Pflanzenwuchs fehlt, hat eine Bewohnerschaft, die geeignet ist, den Wellen zu trotzen, eine Tiergesellschaft, wie sie sich in ähnlicher Auswahl in schnell fließenden Bächen zusammenfindet[18]) (vgl. S. 326). Der genaue Beobachter findet immerhin ein reges Leben. Auf den Steinen wächst der Schwamm *Euspongilla lacustris* in flachen, scheibenförmigen Krusten, während er in stillen Buchten sich zu vielfach verästelten, nicht selten bis 30 cm hohen Stöcken entwickelt (Abb. 96). Unter den Steinen verbergen sich zahlreiche Strudelwürmer (*Dendrocoelum, Planaria, Polycelis*); flachgedrückte Egel (*Glossisiphonia, Herpobdella*) heften sich mit ihren Saugnäpfen fest. Die Larven der Eintagsfliegen sind plattgedrückt; manche Köcherfliegenlarven beschweren ihre Köcher mit größeren Steinchen. Von Schnecken ist — in den Seen der baltischen Seenplatte — *Neritina fluviatilis* allgemein verbreitet mit ihrer breiten Haftsohle, daneben zuweilen der schildförmige *Ancylus fluviatilis* (Abb. 87). Die Muscheln der unbewachsenen Seeufer (*Anodonta cygnea var. lacustrina* [Abb. 5e], *Unio consentaneus var. lacustris*) sind klein, gewölbt, verhältnismäßig dickschalig, oft am Wirbel stark korrodiert, im Gegensatz zu den großen dünnschaligen, schön gefärbten Buchtformen im ruhigen Wasser; die Anodonten des Bodensees z. B. werden 9 cm lang, die des Weihers von Waldsee in Oberschwaben bis 19,6 cm[19]).

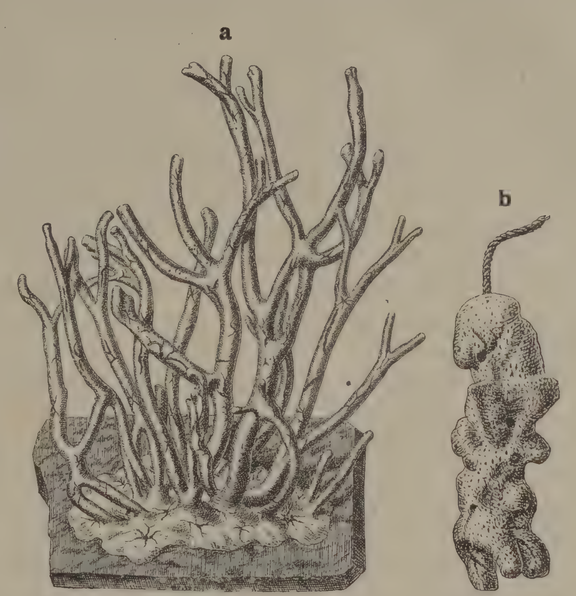


Abb. 96. *~~Spongilla~~ lacustris*, a) aus ruhigem. b) aus bewegtem Wasser (an einem flottierenden Wollfaden angesiedelt). Nach W. Weltner. Euspongilla

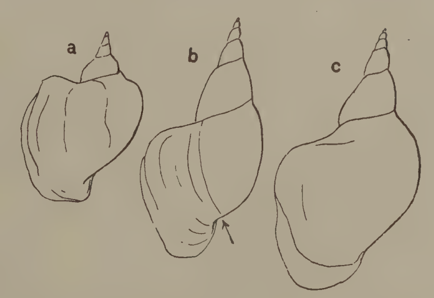


Abb. 97. a) *Limnaea stagnalis var. bodamica* aus bewegtem Wasser; b) *L. stagnalis* aus stehendem Wasser; bis zum Pfeil normal gewachsen, von da ab Spitze des Gehäuses durch aufgekitteten Zement beschwert; daher Zuwachs ähnlich wie bei a (noch unveröffentlichte Versuche von Prof. W. Voigt); c) *L. st.* aus einem Tümpel, deren Fortbewegung durch Bewuchs des Gehäuses mit langen Fadenalgen stark behindert wurde; daher Wuchsform ähnlich wie a. $^2/_3$ nat. Größe.

Auch die Limnaeen nehmen im bewegten Wasser des Seeufers andere Formen an infolge des beständigen Zuges, der dadurch auf ihr Gehäuse

ausgeübt wird und der eine Reaktion des Weichkörpers veranlaßt (Abb. 97). — Steilufer sind arm an Tierleben.

Die Tiefenregion der Seen bietet außer dem Mangel an Bewuchs noch andere Besonderheiten, die dazu beitragen, eine eigenartige Zusammensetzung ihrer Tierwelt hervorzubringen. Die Lichtmenge, die in größere Tiefen der Seen dringt, ist stark vermindert; sie reicht an der oberen Grenze der Tiefenregion nicht mehr hin, den Pflanzen die genügende Energie für die Assimilationsvorgänge zu übermitteln, und nimmt mit zunehmender Tiefe beständig ab. So kommt es denn in der lichtarmen Tiefe wie bei pelagischen Formen (s. unten) so auch bei Bodentieren zu Farbmodifikationen: die sonst schwarz gefärbten Planarien (*Polycelis nigra, Planaria alpina*) finden sich in der Tiefe von Voralpenseen in blassen, gelben Formen. Die Temperatur ist in dem Tiefenwasser sehr beständig im Vergleich mit dem Ufergürtel. Im Vierwaldstätter See beträgt die Temperatur in Tiefen zwischen 30 und 200 m nicht weniger als 4,7° und nicht mehr als 10°, ja in 100—200 m Tiefe sind die Grenzen 4,7° und 5,8°, die Schwankung also nur etwa 1°[20]). Im Bodensee beträgt die Durchschnittstemperatur in 50 m Tiefe 4,8°, in 145 m 4,2°, von 155 m an 4° C; im Genfer See sinkt sie von 5,5° in 100 m Tiefe auf 4,7° in 300 m[21]). So finden also in größeren Tiefen neben eurythermen Formen die stenotherm-kälteliebenden Tiere einen zusagenden Aufenthalt.

Das Wasser zeigt in größeren Tiefen keine starke Bewegung. Daher ist der Boden gleichmäßig mit feinem Schlamm bedeckt, der verschiedene Beschaffenheit zeigt[22]). Gewöhnlich ist er organischen Ursprungs. Die Leichen der Lebewesen, die das freie Wasser bevölkern, die Exkremente der Fische und die Zerfallprodukte der Uferpflanzen sinken zu Boden und bilden dort eine Schicht von Detritus, die in den Muscheln (*Pisidium*), Schlammwürmern (Tubificiden) und Mückenlarven (Tendipediden) eine überreiche Schar von Kostgängern findet. Diese nehmen beständig den Schlamm auf und entleeren kleine Kotbällchen, Granula, denen der größte Teil der organischen Stoffe entzogen ist; der Rest solcher Stoffe zerfällt dann unter der Einwirkung der Bakterien. Man hat für diesen Bodenschlamm vielfach den nordischen Ausdruck „gytje" (H. v. Post 1862) angenommen. Wenn aber mehr organische Stoffe zu Boden sinken, als von der Bodenfauna und den Bakterien bewältigt werden können, so entstehen schwarze, stinkende Schlammbildungen, die an Schwefelwasserstoff reich sind, der Faulschlamm (Sapropel). Wo jedoch durch reichliche Anwesenheit von Humussäure die organischen Stoffe desinfiziert werden und vor dem Zerfall bewahrt bleiben, da wird Torf gebildet. Da für die Bildung des Bodenschlamms in allen tieferen Seen das Ausgangsmaterial hauptsächlich durch die Lebewelt des freien Wassers, das Plankton, geliefert wird, so ist die Seegytje verschieden, entsprechend der verschiedenen Zusammensetzung des Planktons, und man kann in besonders ausgesprochenen Fällen Diatomeengytje, Cyanophyceengytje, Chitingytje unterscheiden. Wo jedoch bei Gebirgs- und Vorgebirgsseen raschströmende Zuflüsse Mengen von mineralischen Sinkstoffen

zuführen, da lagert sich ein steriler, feinflittriger, fester Schlick am Boden ab, der nur äußerst geringes Tierleben beherbergt. Besonders auffällige Beispiele sind der Alpnacher See, ein Nebenbecken des Vierwaldstätter Sees[23]), sowie der Thuner und Brienzer See[23]). Die in solcher Weise zeitweilig im Überfluß zugeführten Sinkstoffe reißen zugleich viele kleine Planktontiere in die Tiefe und vergraben sie im Schlamm. Ein auslesender Einfluß des gesteigerten Wasserdrucks auf die Bewohner der Tiefsee konnte bisher nicht nachgewiesen werden.

So herrscht denn am Boden tieferer Seen eine große Gleichförmigkeit: kein Wechsel der Temperatur, kaum ein solcher der Beleuchtung, keine Wasserbewegung, keine Verschiedenheiten des Bodens. So fehlen dann manche Anzeichen der Periodizität, die man an Lebewesen des flachen Wassers findet; eine Winterruhe tritt nicht ein; die Erbsenmuscheln (*Pisidium*) aus größeren Tiefen lassen keine deutlich abgesetzten Jahresringe erkennen, sondern haben eine gleichmäßig ausgebildete Schale[23]).

Die profunde Fauna der Seen besteht, im Einklang mit den in der Tiefe herrschenden Temperaturverhältnissen, aus eurythermen Ubiquisten und stenothermen Kaltwasserformen. Die Hauptmasse der Tiere stellen die Rhizopoden, die Schlammwürmer, die Zuckmückenlarven und die Erbsenmuscheln. Rhizopoden sind in einer erheblichen Zahl von Arten, besonders auch in tiefen Seen, sehr verbreitet, nicht selten in erstaunlicher Stückzahl; es sind darunter teils Ubiquisten, teils aber auch Arten, die auf die Tiefe der Seen beschränkt sind. Allen Tiefenrhizopoden ist gemeinsam, daß sie größer sind als ihre Verwandten im Flachwasser. Besonders auffällig ist dies z. B. bei *Cyphoderia ampulla* (aus der Tiefe 200 μ, aus dem Flachwasser 110 μ) oder bei *Gromia nigricans* (400 bzw. 280 μ) — ein Verhalten, das an manche Tiefseeformen des Meeres erinnert (s. S. 165). Der Süßwasserpolyp *Hydra* und der Schwamm *Spongilla* gehen ziemlich weit in die Tiefe, im Teufelssee (Böhmerwald) bis 25 m, im Madü (Pommern) bis 40 m. Von Strudelwürmern sind eine Anzahl Rhabdocoelen für die Tiefe der Seen im allgemeinen kennzeichnend, so *Plagiostomum lemani* (Alpenrandseen, Furesee, Gr. Plöner See u. a.) und *Otomesostoma auditivum* (Bodensee und andere Alpenrandseen, Koppenteiche des Riesengebirges). Wo triklade Strudelwürmer in großen Tiefen vorkommen, wie das ubiquistische *Dendrocoelum lacteum* und die kälteliebende *Planaria alpina*, treten sie in Kümmerformen auf. Schlammwürmer (*Tubifex* und Verwandte) sind häufig, zuweilen vorherrschend (im Bieler See aus 10 l Schlamm aus 32 m 5750 Stück von verschiedenen Arten). Auch einige Moostierchen gehen in die Tiefe, z. B. die weitverbreitete *Fredericella sultana*. Krebstierchen sind nicht selten; Muschelkrebse kommen in einer ganzen Anzahl von Gattungen vor; von Copepoden sind besonders *Canthocamptus*- und einige *Cyclops*-Arten vorhanden; unter den Wasserflöhen finden sich neben einer Mehrzahl von Ubiquisten in den Alpenrandseen auch einige interessante Kaltwasserformen; besonders wichtig ist das Vorkommen von blinden Formen, der Höhlenassel *Asellus cavaticus* und des Höhlenflohkrebses

Niphargus puteanus, besonders in der Tiefe der Alpenrandseen. Neben den Schlammwürmern liefern die Larven der Zuckmücken (Tendipediden) der Zahl nach den größten Anteil der Bodentiere; von beiden zusammen können auf 1 m² Bodenfläche 8000 Stück vorkommen.

Von Mollusken können im allgemeinen nur solche in größere Tiefen gehen, die für ihre Atmung nicht von der atmosphärischen Luft abhängen, also Muscheln und Kiemenschnecken. Im Ratzeburger See z. B. gehen von Lungenschnecken nur *Limnaea ovata* und *Planorbis albus* tiefer als 3 m, dagegen sieben Kiemenschnecken, darunter *Bythinia tentaculata* bis 12 m, *Valvata piscinalis var. antiqua* bis 18 m[24]). Im Vättern und in den Alpenrandseen geht *Valvata* bis 30 bzw. 50 m hinab, im Achensee sogar bis 64 m; *Bythinia* kommt im Garda-See noch in 60 m Tiefe vor. Dagegen gehen die Erbsenmuscheln (*Pisidium*) sogar bis in Tiefen von mehr als 200 m und zeigen dort eine große Formenmannigfaltigkeit, die zur Trennung in eine ganze Reihe von Arten geführt hat. Alle Mollusken der Seetiefe aber sind Kümmerformen, selbst die so häufigen Pisidien; diese sind im Vierwaldstätter See vor den Mündungen der Flüsse größer als sonst, weil hier die organische Nahrung in den Sinkstoffen reichlicher ist[25]). In einer Anzahl von Alpenrandseen, deren Wasser in der Tiefe ja reichlich Sauerstoff enthält, haben sich auch Lungenschnecken der Gattung *Limnaea* an das Leben in größeren Tiefen angepaßt, so im Genfer See, dem Bodensee, dem Starnberger See, dem Wallensee und einigen anderen[25]). Sie steigen zum Atemholen nicht an die Oberfläche, wie das ihre litoralen Gattungsgenossen tun, sondern ihre Atemhöhle ist mit Wasser erfüllt, dem sie den nötigen O_2 entnehmen. Im Genfer See kommen drei Formen solcher Limnaeen vor: *L. profunda*, *L. foreli*, *L. abyssicola*. Durch Zuchtversuche[26]) konnte nachgewiesen werden, daß die beiden ersteren nur Varietäten von *L. ovata* sind, *L. abyssicola* eine solche von *L. palustris*; ihre Nachkommen schlagen nämlich bei Aufzucht im Aquarium auf die Stammart zurück. *Limnaea ovata* und *palustris* sind eurytherm; von den stenothermen Warmwasserarten *L. stagnalis* und *L. auricularia* sind Tiefseeformen nicht vorhanden.

Die Tierwelt der Tiefe stammt augenscheinlich vom Ufergürtel und bekommt wahrscheinlich von hier aus ständig Nachschub. Die meisten profunden Tierarten kommen auch im Litoral vor. Eurytherme Uferbewohner können eben in die Tiefe gehen. Der Reichtum und die Zusammensetzung der Tiefenfauna hängt daher von dem Gepräge der Uferfauna ab. So sind die Tiefen der schottischen Lochs in jeder Beziehung sehr arm, ganz wie die Uferfauna. Die Arten aber, die in der Tiefe vorkommen, im Litoral des gleichen Sees aber fehlen, sind nicht spezifische Tiefentiere; in Hochgebirgsseen werden sie auch im Ufergürtel getroffen. Sie haben in früheren Zeiten auch die Ufer bevölkert und sind erst durch die Veränderung der Lebensverhältnisse im Ufergürtel, genauer durch die Steigerung der Temperatur, in die Tiefe verdrängt, wie unten bei der Betrachtung der alpinen Seen näher erörtert wird. Somit haben die Verhältnisse der Seentiefe nur selten

artbildend gewirkt, wie das im Meere der Fall ist — dazu sind die großen Seentiefen zu kurzlebig —, vielmehr ist die Wirkung der verändernden Bedingungen in den Binnenseen im allgemeinen nur auslesend und modifizierend. Nur in den alten, sehr tiefen Binnenseen, wie Baikalsee und Tanganjika-See, sind auch besondere Tiefseearten vorhanden, so im Baikalsee in 600 m Tiefe blinde Gammariden mit vergrößerten Antennen und Hinterleibsgliedmaßen und der eigenartige, blaßrosa gefärbte Fisch *Comephorus*.

Das Tierleben im offenen Wasser, das limnetische Tierleben, ist für die Seen besonders kennzeichnend; denn gerade das ständige Vorhandensein eines Pelagials unterscheidet sie ja von den Teichen, in denen zwar auch kleinere Strecken freien Wassers ohne Vegetation zeitweise, vor allem im Frühjahr, vorhanden sind, wo aber eine zusammenhängende weite Wassermasse ohne Pflanzenwachstum fehlt. Auch hier sind unmerkliche Übergänge vorhanden, die eine scharfe Sonderung unmöglich machen. Wenn man also von Teichplankton spricht, so enthält diese Zusammensetzung keinen inneren Widerspruch; aber ihre typische Ausbildung findet die Tierwelt des freien Wassers für das Süßwasser in den Seen.

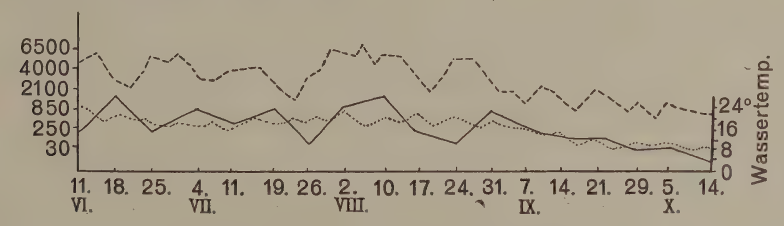


Abb. 98. Masse der Rädertiere ——— und des Zwergplanktons - - - - - im Neuteich bei Lauer (Sachsen), Juni bis Oktober. ·············· Temperaturkurve. Nach H. Dieffenbach.

Die im freien Wasser lebenden Tiere unterscheidet man, wie im Meere, in Plankton und Nekton, wobei zum Nekton hier fast nur Fische gehören (vgl. unten).

Das Plankton der Binnengewässer besteht aus pflanzlichen und tierischen Lebewesen, von denen erstere die Grundlage abgeben für das Bestehen des tierischen Planktons. Wie im Meere ist auch hier ein Teil der Planktonwesen so winzig, daß sie sich dem Fang mit den gewöhnlichen Netzen aus Müllergaze entziehen und nur durch Filtrieren oder Zentrifugieren des Wassers gewonnen werden können. Auch diese Planktonten, das Zwergplankton oder Nannoplankton, sind teils assimilierende Wesen von pflanzlicher Natur, zum kleineren Teile verlangen sie geformte Nahrung. Sie sind so häufig, daß z. B. im Lunzer See auf drei Stück Netzplanktons 160 Stück Zwergplanktonten gezählt wurden und daß, trotz des ungeheuren Größenunterschieds, das Jahresmittel der Volumina des Nannoplanktons dreimal so groß ist als derer des Netzplanktons[27]. Viele der größeren Planktonten sind in ihrer Ernährung ganz oder zum großen Teil auf das Zwergplankton angewiesen. So steht z. B. die Menge der in einem See vorkommenden Rädertiere in offenbarstem Zusammenhang mit der Masse des Zwerg-

planktons[28]), wie die Kurven auf Abb. 98 zeigen. Größere Planktontiere fressen natürlich auch die größeren Algen, wie Diatomeen, Cyanophyceen u. a. Da die pflanzlichen Bestandteile des Planktons in ihrem Gedeihen von der Masse der im Wasser gelösten Nährstoffe abhängig sind, so sind diese mittelbar auch für die gesamte Fruchtbarkeit eines Gewässers an Plankton maßgebend (vgl. S. 179). So kommt es denn auch, daß im allgemeinen seichte Gewässer planktonreicher sind als tiefe, kleine im allgemeinen reicher als große, vor allem solche, die in fruchtbarem Lande, in Kalkgebiet u. dgl. liegen oder sonst reichliche Düngung erfahren [Teiche mit Mövenbrutplätzen[29]), Dorfteiche u. a.], reicher als solche in steriler Umgebung, etwa in wenig bewachsenen Teilen des Urgebirgs.

Die Tiere des freien Wassers sind gegenüber ihren Verwandten im Ufergürtel und in der Tiefe erheblich in der Minderzahl, was ja durch die besonderen Anpassungen, die das pelagische Leben erfordert, erklärlich wird. Von den 66 Phyllopoden der Oberlausitz kommen nur 11 pelagisch vor; unter den 67 Krebstierchen des Balatonsees sind nur 8 pelagische, unter den 35 Rädertieren nur 10 pelagische Arten. Unter den zahlreichen Lebewesen des Planktons sind es wiederum nur wenige Arten, die so vorherrschen, daß sie das Gepräge des Planktons bestimmen. Von etwa 150 Arten Planktonorganismen der dänischen Seen erscheinen in solcher Menge, daß sie ein monotones Plankton bedingen, neben einer Anzahl einzelliger Pflanzen von Tieren nur die *Diaptomus*-Arten, eine Anzahl Wasserflöhe (*Daphnella brachyura*, *Hyalodaphnia cucullata*, *Bosmina coregoni*, *Leptodora kindtii*) und für kürzere Zeit *Cyclops oithonoides*, *Bosmina longirostris*, *Daphnia hyalina* sowie einige Rädertiere[30]). Außer den Krustazeen und Rotiferen stellen die Wassermilben eine Anzahl Arten von pelagischer Lebensweise. Von den Insekten aber ist nur eine Form echt pelagisch, das ist die Larve der Büschelmücke, *Corethra plumicornis* (Abb. 102).

Zu den echtpelagischen (eupelagischen) Tieren kommt noch eine Anzahl von tychopelagischen hinzu, mehr oder weniger unregelmäßigen Gästen des freien Wassers. Während *Bosmina coregoni* eupelagisch lebt, kommt *B. longirostris* nur in kleineren Gewässern ständig pelagisch vor, in echten Seen ist sie tychopelagisch[31]). Ähnlich steht es mit einer Anzahl weiterer Wasserflöhe (*Polyphemus pediculus*, *Sida crystallina*, *Chydorus sphaericus*) und einigen Rädertieren.

Menge und Zusammensetzung des Planktons sind, je nach den herrschenden Lebensbedingungen, mannigfach wechselnd, sowohl an verschiedenen Örtlichkeiten, als auch im gleichen Gewässer in verschiedener Tiefe und zu verschiedenen Zeiten. Sehr schlechte Teiche oder tiefe kalte Seen enthalten oft nur 5—10 cm^3 tierisches Plankton in 1 m^3, dagegen können kleine fruchtbare Dorf- und Fabrikteiche in Ausnahmefällen 1500—2500 cm^3 Plankton in 1 m^3 haben[32]). Andererseits schwankt die Planktonmenge im Dobersdorfer Teich (Holstein) zwischen 136 und 3977 cm^3, im Plöner See zwischen 13 und 424 cm^3 für 1 m^3 im Laufe des Jahres[33]).

Im allgemeinen ist das Süßwasserplankton von Pol zu Pol auffallend gleichartig; kaum eine andere Lebensgemeinschaft enthält so zahlreiche kosmopolitische Gattungen und Arten; nur einige Gruppen von Krebstieren (z. B. die Centropagiden: *Diaptomus*, *Popella* u. a.) machen eine Ausnahme[34]). Oft aber zeigt das Plankton in benachbarten Wasserbecken wesentlich verschiedenes Gepräge, z. B. in den Seen des Schweizer und französischen Jura[35]) oder in den verschiedenen Voralpenseen; so fehlen im Brienzer See alle Daphnien und Bosminen, und dafür tritt *Diaphanosoma* in ungewöhnlicher Menge auf. Seine höchste Entwicklung aber erreicht das Süßwasserplankton, abweichend von den meisten übrigen Cönobiosen, nicht in den Tropen, sondern in der gemäßigten Zone.

Durch die Menge und Zusammensetzung des Planktons wird die Durchsichtigkeit und Färbung des Wassers beeinflußt. Sehr durchsichtiges blaues Wasser, wie etwa das des Comer Sees, ist ein Zeichen von Armut an Plankton; je reicher das Plankton, um so mehr ist das Wasser getrübt und gefärbt. Der Farbton hängt von der Zusammensetzung des Planktons ab, vor allem von den vorwiegend vorhandenen Planktonalgen. Bei uns lassen sich zwei verschiedene Typen von Plankton unterscheiden: in dem einen überwiegen die Diatomeen, in dem anderen die Cyanophyceen[36]). Diese beiden Algengruppen haben selten ihre Hauptentwicklung im gleichen See oder zur selben Zeit. Die meisten Diatomeen des Süßwassers haben ihr Optimum bei verhältnismäßig niederer Temperatur, etwa 12°, während die Cyanophyceen wärmeliebend sind und bei unserer höchsten Sommertemperatur (19 bis 23°) am besten gedeihen. Jene überwiegen daher in den kalten nördlichen und alpinen Seen, wo die Cyanophyceen, mit wenigen Ausnahmen, fast ganz fehlen; in wärmeren tieferen Seen treten sie nur im Frühjahr und Spätherbst auf. Die Cyanophyceen aber herrschen in den Seen der Ebene vor. Deshalb ist die Farbe des Wassers in kälteren Seen gelbgrün (durch Diatomeen und Ceratium), in wärmeren im Frühjahr und Spätherbst gelbgrün, im Sommer blaugrün (durch Cyanophyceen).

Jahreszeitliche Verschiedenheiten sind zunächst quantitativ. Im Winter ist das Plankton geringer entwickelt als im Sommer, aber durchaus nicht verschwunden. Manche Tierformen erreichen sogar im Winter das Maximum ihrer Entwicklung. Aber doch ist die reiche Entwicklung des Planktons in den Sommermonaten die Voraussetzung für das Ausdauern während des Winters. So verhält sich das Winterplankton zum Sommerplankton im Bodensee wie 1:2, in den norddeutschen Seen wie 1:20[37]). Im Laufe des Jahres treten bestimmte Veränderungen in der Zusammensetzung des Planktons dadurch ein, daß die Blütezeit der verschiedenen Pflanzen- und Tierarten, die es zusammensetzen, auf verschiedene Zeiten fällt. Man unterscheidet ausdauernde (perennierende) Planktonten, die das ganze Jahr hindurch im Plankton zu finden sind, wenn auch nicht immer gleich zahlreich, und periodische Planktonten, die nur zu bestimmten Jahreszeiten vorhanden sind, zu anderen vergeblich gesucht werden. Zu den ausdauernden

Formen gehören solche ohne Dauer- und Ruhestadien, also die meisten Copepoden, manche Bosminen, von den Rädertieren z. B. *Anuraea cochlearis* und *Asplanchna priodonta.* Periodische Planktonten sind z. B. die Larven der Dreiecksmuschel (*Dreyssena*) und Tiere mit Dauerzuständen, wie die meisten Rädertiere (darunter z. B. *Notholca striata* nur im Winter vorhanden) und Wasserflöhe. Bei gleicher Planktonmenge kann daher die artliche Zusammensetzung zu verschiedenen Zeiten recht verschieden sein.

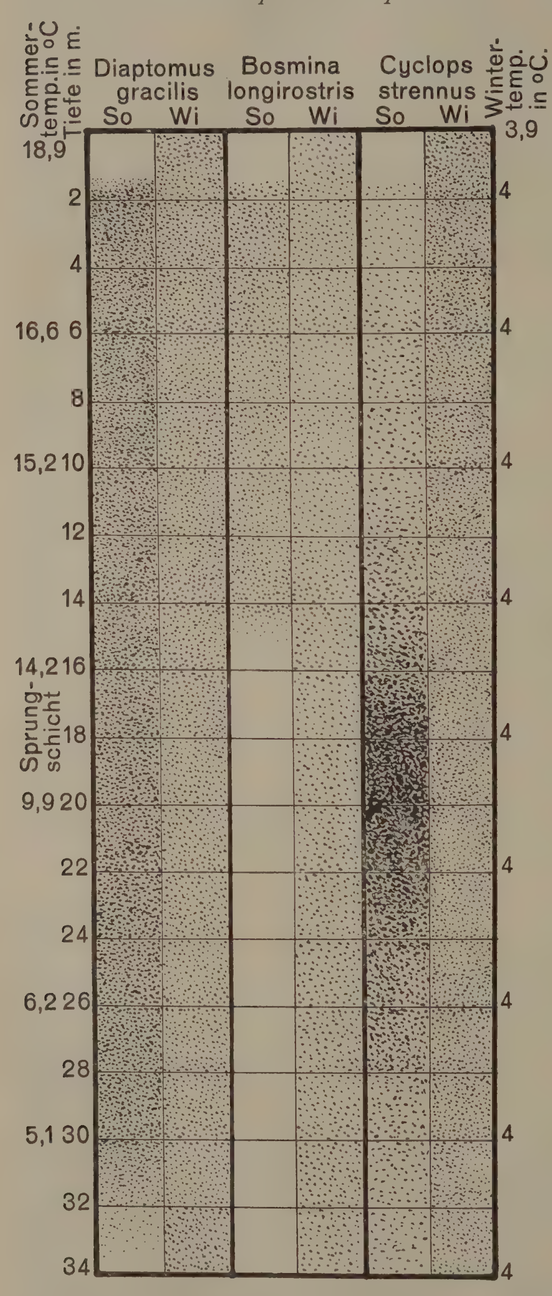


Abb. 99. Die Tiefenverteilung von *Diaptomus gracilis*, *Bosmina longirostris* und *Cyclops strenuus* im Bodensee, im Sommer (So) und im Winter (Wi). Zusammengestellt nach B. Hofer.

Aber auch die verschiedenen Tiefen des freien Wassers zeigen Verschiedenheiten ihrer Bewohnerschaft; es ist eine Schichtung des Planktons vorhanden, die hauptsächlich durch die Beleuchtungs- und Temperaturverhältnisse und die Sauerstoffmenge, zum Teil auch durch die Wasserbewegung bedingt wird. Diese Schichtung wechselt von Tag zu Nacht, von Sommer zu Winter. Im Bodensee sind im Winter, wenn Temperatur und Beleuchtung mehr ausgeglichen sind, die Planktonten gleichmäßig bis in große Tiefe verteilt, während sich im Sommer die Planktonmassen nur etwa bis in 30—35 m Tiefe erstrecken und tags die oberste Schicht von etwa 1 m Dicke planktonarm ist; innerhalb dieser Masse halten sich die einzelnen Planktontiere wieder in bevorzugten Schichten (Abb. 99)[38]. Im Schwarzen See (Böhmerwald) finden sich im Sommer in den oberen 3 m *Holopedium*

gibberum (Abb. 79) und *Cyclops strenuus*, in größeren Tiefen *Daphnia ventricosa* und *Bosmina bohemica*; in späteren Monaten ist nur *Cycl. strenuus* in größerer Anzahl vorhanden[39]). Im Vierwaldstätter See reicht im Sommer das Plankton bis 65 m Tiefe, im Zuger See bis etwa 80 m, im Genfer See bis 100 m; im Winter reicht überall die untere Grenze weit tiefer. Das Schema der Krustazeenverteilung im Sakrower See (Abb. 100) zeigt ferner, welchen Einfluß die Sprungschicht auf die Verteilung des Planktons hat und wie über der O_2-armen Schicht des Bodens nochmals eine Anhäufung (Stauung) von Krebschen vorhanden ist. Die häufigsten Rädertierarten kommen in tiefen Gewässern (Norwegens) in ganz bestimmter Reihenfolge geschichtet vor: *Conochilus* in 0—0,25 m, *Notholca longispina* und *Polyarthra platyptera* in den obersten 5 m, *Anuraea cochlearis* selten höher als 5 m, Hauptmasse tiefer als 10 m, *Ploesoma hudsoni* selten in den obersten 5 m, zuweilen erst tiefer als 10 m, einmal erst unter 25 m, *Anuraea aculeata* nur wenige Stücke höher als 10 m, Hauptmasse in 25 m Tiefe[40]). Ähnliches gilt auch für das Nannoplankton. Durch die nächtlichen Wanderungen wird die Schichtung jedesmal verschoben und stellt sich mit Tagesbeginn wieder her.

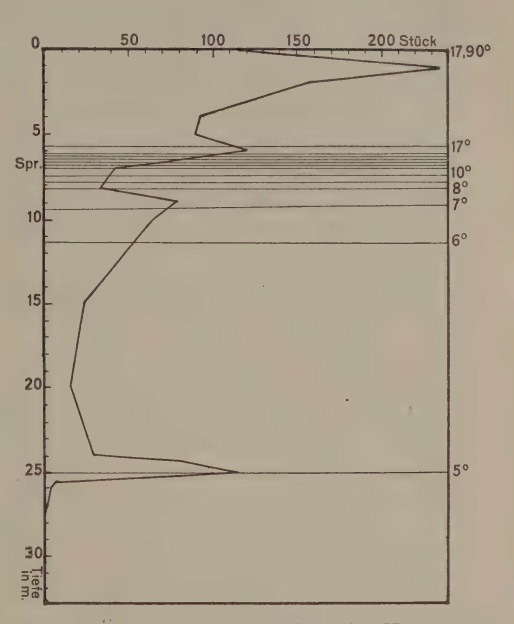


Abb. 100. Quantitative Verteilung der Krustazeen im Sakrower See bei Potsdam in verschiedenen Tiefen (Menge in 1 l Wasser). *Spr* Sprungschicht. Links Tiefe in m, rechts entsprechende Temperatur. Nach H. Behrens.

Eine jahreszeitliche Verschiedenheit im Aussehen des Planktons wird auch durch die Formveränderungen bewirkt, denen verschiedene Planktonten besonders aus der Reihe der Wasserflöhe (*Hyalodaphnia cucullata*, *Bosmina coregoni*) und der Rädertiere (*Asplanchna priodonta* u. a.), sowie der Flagellat *Ceratium hirundinella* durch den Einfluß der Nahrungsmenge und mittelbar der Temperatur ausgesetzt sind, die sog. Temporalvariationen oder Cyklomorphosen. Naturgemäß finden sich solche Variationen am ausgesprochensten dort, wo im Laufe des Jahres große Temperaturschwankungen und damit wesentliche Verschiedenheiten in der Entwicklung der planktonischen Nährpflanzen auftreten, wie in den mitteleuropäischen Tieflandseen; dagegen treten sie in den polaren wie in den Hochgebirgsseen ganz zurück, d. h. in Seen, deren Temperatur nie über 12° C steigt, jene Temperatur, bei der in den Flachlandseen die Formschwankungen dieser Planktonwesen beginnen[41]). Auch in den Tropenseen fehlen Temporalvariationen.

Ein verändertes Gepräge erhält das Plankton auch durch das cyklische Auftreten der Männchen bei den Cladoceren und die damit verbundene Bildung von Dauereiern in Ephippien, wodurch der Gang der parthenogenetischen Vermehrung unterbrochen wird. Zu solchen Zeiten ist dann die Oberfläche eines Sees oft von zahllosen Ephippien bedeckt. Die einzelnen Arten zeigen Unterschiede im Auftreten der Männchen, ja sogar die gleiche Art verhält sich in verschiedenen Seen durchaus verschieden. In den mitteleuropäischen Seen sind dicyklische und auch polycyklische Arten heimisch, d. h. solche mit zweimaligem oder häufigerem Auftreten von Männchen im Laufe des Jahres; dagegen wird gegen Norden und im Hochgebirge mehr und mehr ein monocyklisches Verhalten allgemein. Der Wasserfloh *Chydorus sphaericus* z. B. hat im allgemeinen zwei Geschlechtsperioden; aber in den günstigsten Gewässern Mitteleuropas hat er sich ganz von jeder Sexualperiode freigemacht; er ist acyklisch und damit perennierend geworden[42]).

Auf die drei Lebensgebiete des Sees lassen sich die Fische nicht in gleicher Weise verteilen wie die weniger beweglichen wirbellosen Tiere, da sie ihren Aufenthalt mannigfach ändern können, aus dem Litoral in die Tiefe gehen oder das Ufer mit dem freien Wasser vertauschen. Sie sollen daher hier besonders betrachtet werden.

In der Zusammensetzung der Fischfauna stehender und langsam fließender Gewässer sind nur geringe Unterschiede vorhanden; lediglich die Gattung *Coregonus* (Felchen, Maränen) ist in Nord- und Mitteleuropa, im Gebiete der eiszeitlichen Vergletscherung, ganz auf die Seen beschränkt, während in Sibirien und Nordamerika eine Reihe von Arten auch in Flüssen und Bächen vorkommen.

Entsprechend ihrem großen Lebensreichtum sind viele Binnenseen auch sehr reich an Fischen. Die größten Fischernten in den Flüssen liefern in der Hauptsache die aus dem Meere aufsteigenden oder dorthin abwandernden Wanderfische, Salmoniden, Clupeiden (*Alausa*), Aale. Die Fische der Seen aber sind autochthon. Der Fayumsee (Brackwassersee Birket-el-Karun) versorgt ganz Ägypten mit Fischen, und der Kaspisee ist das große Fischbassin Südrußlands; bei Astrachan und in der Atreckmündung ist der Fischfang ungemein ergiebig, „die Zahl der Karpfen an der Barre des Atreck spottet jeder Schätzung und Schilderung“[43]).

Das Überwiegen der Bodenfauna gegenüber der des freien Wassers, wie es die Binnengewässer gegenüber dem Meere kennzeichnet, ist auch für die Aufenthaltsorte der Fische entscheidend: die Bodenfische sind gegenüber denen des freien Wassers meist in der Überzahl. Eine scharfe Grenze zwischen Ufergürtel und Tiefe ist dabei nicht vorhanden. Zwar halten sich in dem von Pflanzen bewachsenen Gebiet bei weitem die Mehrzahl der Bodenfische auf; viele aber wechseln auch in die Tiefe. Die Quappe (*Lota lota*) läßt sich durch den Laich der Felchen bis in Tiefen von 150 m locken, und auch der Wels (*Silurus glanis*) geht so weit. Die Massen von Schlammwürmern, Erbsenmuscheln und Mückenlarven im Schlamm der Tiefe bieten vielen

Fischen eine willkommene Weide. Die Abhängigkeit des Fischereiertrags von der Bodentierwelt hat Alm[5]) durch sorgfältige Untersuchungen dargetan. In südschwedischen Seen schwankt die Masse der Bodenfauna in weiten Grenzen, zwischen 1 kg und 200 kg auf 1 ha. Der Havgårdsee mit 94,3 kg Bodenfauna liefert jährlich 25,5 kg Fischertrag, der Börringsee mit 2,8 kg Bodenfauna nur 3,0 kg Fischertrag, je auf 1 ha. In Seen ohne genügende Bodenfauna verkümmern z. B. die Brachsen und erreichen nicht ein Drittel ihrer sonstigen Länge. — Im Uferbezirk halten sich auch die meisten Raubfische.

Die ausgesprochenen Grundfische zeigen eine Anzahl Anpassungen an das Leben am Boden, die sich bei Gliedern ganz verschiedener Verwandtschaftsreihen konvergent wiederholen. Bei sehr vielen dieser Formen wird die Nahrungssuche in dem trüben Bodenwasser mit Schlammgrund erleichtert durch Bartfäden, die mit Sinnesknospen reich besetzt sind: so bei Stör und Sterlet, unter den Cypriniden beim Karpfen, bei den Cobitiden (Schlammpeitzger), bei sehr zahlreichen Welsen, die ja typische Bodenbewohner sind, und bei der Quappe (*Lota*) unter den Gadiden. Zur Aufnahme der Bodennahrung ist bei den Stören, dem Karpfen und dem Brachsen das Maul weit vorstülpbar. Den Mormyriden dient ihr lang ausgezogener Rüssel zum Durchsuchen des Schlammes. Alle diese Grundfische, die auf Schlammgrund äsen, haben auch, ähnlich wie die Planktonfresser, ein sehr dichtes Kiemenfilter. Ein anderes, vielen Grundfischen gemeinsames Merkmal ist die Verlängerung der Afterflosse, die, ähnlich wie die heterocerke Schwanzflosse der Störe, bei den wellenförmigen Schlängelbewegungen des Schwanzes das Hinterende des Fisches auftreibend hebt und so das Vorderende herunterdrückt: so beim Wels (Abb. 101), bei der Quappe und beim Zitteraal südamerikanischer Sümpfe.

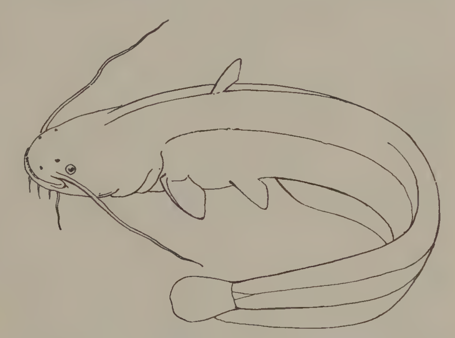


Abb. 101. Wels *(Silurus glanis)*. Aus A. Brauer, Süßwasserfauna Deutschlands.

Pelagische Fische sind in den Binnengewässern seltener als im Meere; das hängt mit der vergleichsweise geringeren Bedeutung des Planktons gegenüber der Bodenfauna zusammen. Planktonfresser ist vor allem die Fischbrut; von ausgewachsenen Fischen sind hauptsächlich viele Salmoniden auf Plankton angewiesen, so Felchen und Maränen (*Coregonus*), die Schwebforelle (*Trutta lacustris f. sterilis*) und der Seesaibling (*Salmo salvelinus*), außerdem die *Alburnus*-Arten (Ukelei) unter den Weißfischen.

Auch die Tiefen der Seen werden von bestimmten Fischen bewohnt, die teils auf die Tiefe beschränkt sind, teils auch im seichten Wasser vorkommen; es sind teils benthonische, teils pelagische Formen. So geht der Wels in Tiefen bis über 100 m, und auch die Quappe

sucht solche Tiefen auf. Ein ständiger pelagischer Tiefenfisch ist der Kilch (*Coregonus hiemalis*) des Bodensees. Auch die übrigen *Coregonus*-Arten halten sich Sommers im tiefen Wasser, suchen aber im Winter zum Laichen den Ufergürtel (Gangfisch, *C. fera*) oder die obersten Schichten des freien Wassers (Blaufelchen, *C. wartmanni*) auf. Die eigenartige Verteilung der großen Maräne (*C. maraena*) wird uns durch das Gebundensein dieses Fisches an das tiefe Wasser erklärt; unter den Seen der baltischen Seenplatte enthalten nur einzelne (Madü-See, Schaal-See, Selenter See) die große Maräne, und es ist kaum zweifelhaft, daß sie auf solche Seen beschränkt ist, deren Tiefenwasser im Sommer genügend Sauerstoff enthält[44]); weit weniger bestimmend ist die niedere Temperatur des Tiefenwassers, denn im Selenter See steigt diese im Sommer bis 14,3 °. Einsatzversuche mit der großen Maräne in andere Seen waren bisher erfolglos. Der Standort von Felchen und Saibling im Tiefenwasser ändert sich mit der Verteilung des Planktons.

Manche der ständig in größeren Tiefen lebenden Fischarten zeigen Abänderungen, die auf den Lichtmangel ihres Wohnorts zurückzuführen sind. So sind der Kilch des Bodensees und der Tiefensaibling (*S. salvelinus var. profundus*) blaß gelbbraun gefärbt, und die Augen des Tiefensaiblings sind vergrößert. Der im Baikalsee die großen Tiefen bewohnende sonderbare Fisch *Comephorus baikalensis* hat sein Pigment ganz verloren und ist blaßrosa gefärbt.

Auf Grund der verschiedenen Lebensbedingungen und der davon abhängigen Bevölkerung mit Lebewesen haben Naumann[45]) und Thieneman[46]) verschiedene Typen von Seen in der gemäßigten Zone unterschieden. Thienemann trennt zunächst (A) die Klarwasserseen von (B) den Braunwasserseen, deren Wasser durch hohen Gehalt an Humusstoffen braun gefärbt ist. Die Braunwasserseen werden wir gemeinsam mit den Moorgewässern weiter unten zu betrachten haben. Unter den Klarwasserseen werden zwei Typen unterschieden, der oligotrophe Typ, dessen Wasser arm ist an Pflanzennährstoffen und Sommer und Winter eine nahezu gleiche Verteilung des Sauerstoffs zeigt, mit einem Bodenschlamm, der wenig organische Stoffe enthält, und der eutrophe Typ, der im Gegensatz zu vorigem an Pflanzennährstoffen reich ist, bei genügender Tiefe im Sommer unter der Sprungschicht eine bedeutende Abnahme der Sauerstoffmenge aufweist und dessen Bodenschlamm ein typischer Faulschlamm ist. Zwischen den beiden Typen gibt es alle Übergänge; doch weichen die ausgesprochenen Vertreter der beiden wesentlich voneinander ab.

Als Beispiele für oligotrophe Seen seien die Seen der Alpen und Voralpen genannt; in Norddeutschland gehört das Hauptbecken des Schaalsees daher; auch aus Nordamerika sind solche Seen bekannt. Es sind Seen mit schmalem Ufergürtel, blauer bis hellgrüner Wasserfarbe und großer Durchsichtigkeit des Wassers. Die O_2-Menge geht in der Tiefe höchstens bis 70 % des Sättigungsgrades herab; so beträgt im Vättern-See[47]) der O-Gehalt des Wassers im September:

in 0 m Tiefe 7,74 cm^3 in 1 l,
„ 60 „ „ 8,78 „ „ 1 l,
„ 118 „ „ 8,71 „ „ 1 l.

Die geringe Breite des Ufergürtels hat spärlichen Uferbewuchs zur Folge, und die geringe Menge von Pflanzennährstoffen ermöglicht nur eine geringe Menge von Plankton. Im Phytoplankton überwiegen die Chlorophyceen, während die Schizophyceen zurücktreten. Die Tiefenfauna ist infolge der genügenden O_2-Versorgung artenreich und vergleichsweise reich an Stücken, trotz geringer Planktonproduktion; kennzeichnend für die Tiefe sind Tendipedidenlarven von der Gattung *Tanytarsus*.

Eutrophe Seen sind im allgemeinen die Seen der baltischen Seenplatte, aber auch in den Alpen kommen solche vor und sind in Nordamerika häufig (z. B. der gut untersuchte Lake Mendota in Wisconsin, U. S. A.). Sie sind im allgemeinen flacher und daher im Sommer verhältnismäßig warm, haben einen breiten Ufergürtel, und ihr Wasser ist reich an Pflanzennährstoffen. Die Wasserfarbe ist grün bis gelb- oder blaugrün, die Durchsichtigkeit des Wassers oft sehr gering. Infolge des flachen Ufers ist der Uferbewuchs reich, und das Wasser enthält viel Plankton, in dem die Schizophyceen gegenüber den Chlorophyceen überwiegen; Vegetationsfärbungen (Wasserblüte) sind häufig. Der reiche, aus dem Plankton stammende und zum großen Teil aus Kot der Planktontiere bestehende Schlamm, die „Gyttja“, ist die Unterlage für Fäulnisvorgänge; diese haben eine schnelle Abnahme des O_2-Gehalts im Unterwasser gegen die Tiefe zur Folge (Abb. 93). Die Tiefenfauna ist dadurch auf Tiere beschränkt, die geringe Ansprüche an Sauerstoffversorgung stellen. Für den Boden sind *Chironomus*-Larven und Schlammwürmer (Tubificiden), für das freie Wasser die Larven der Mücke *Corethra* kennzeichnend. Die *Chironomus*-Larven sind die einzigen freilebenden Insekten mit Hämoglobin im Blut, und das gerade ermöglicht es ihnen, ebenso wie den Tubificiden, selbst kleinste O_2-Mengen noch auszunutzen, da infolge chemischer Bindung des eindiffundierten O_2 das Diffusionsgefälle stets maximal bleibt; dadurch sind sie an solchen Stellen konkurrenzlos. Die *Corethra*-Larve steigt bei Nacht in die sauerstoffreicheren oberen Wasserschichten auf und erneuert dort den O_2-Vorrat in ihren Tracheenblasen, so daß sie dann aus Vorrat atmen kann. Manche Fische (Karpfen, Aal, Hecht) sind zu zeitweiligem Leben in O_2-armem Wasser dadurch geeignet, daß ihr Hämoglobin schon bei 2—3 mm O_2-Druck die gleiche Sättigung mit O_2 erreicht wie das der Forelle bei einem solchen von 18 mm[48]). Wenn auch artenarm, kann die Tiefenfauna doch stückreich sein.

Eutrophe Seen können Alterszustände von oligotrophen sein; die Umbildung kommt dadurch zustande, daß der See durch Ausfüllung flacher wird und infolge der Umwandlung der Umgegend in gedüngtes Kulturland reichere Mengen von Pflanzennährsalzen zugeführt bekommt; in einem solchen Übergangszustand befindet sich z. B. der Züricher See.

2. Die Kleingewässer.

Die Kleingewässer sind von den Seen durch das Fehlen einer ständigen und zusammenhängenden zentralen offenen Wasserfläche unterschieden; im Frühjahr mögen Teile frei von Pflanzenwuchs sein,

mit fortschreitender Erwärmung aber wird dieses freie Wasser mehr und mehr eingeschränkt, bis nur noch kleine Flecken vorhanden sind oder es ganz geschwunden ist. Der Uferbewuchs reicht bei diesen Gewässern bis in die größte Tiefe. Vielfach sind sie Alterszustände einstmaliger eutropher Seen. Durch Ablagerung der Gyttja erhöht sich der Seeboden; die Pflanzengemeinschaften des Ufers dringen mehr und mehr vor; Characeen bewachsen den Boden, und ihnen folgen Mollusken und andere Tiere; das freie Wasser der Oberfläche wird durch Laichkraut (*Potamogeton*), Seerosen (*Nymphaca*) u. a. mehr und mehr eingeschränkt. So entstehen Teiche, Tümpel, Sümpfe und bei weiterer Verlandung Wiesenmoore und schließlich Hochmoore. Hand in Hand mit diesen Umwandlungen verändern sich auch die O_2- und Temperaturverhältnisse. Der Bodenbewuchs schafft ausreichende Mengen von O_2. Die Erwärmung und Abkühlung geht wegen der geringen Wassertiefe schneller vor sich, und so folgt die Wassertemperatur unmittelbar den Schwankungen der Lufttemperatur. Die große Ausdehnung des Bodens im Verhältnis zur Wassermasse bewirkt, daß, unter sonst gleichen Bedingungen, die Zunahme der im Wasser gelösten Stoffe größer wird. Die damit zusammenhängende reiche Entwicklung des Pflanzenlebens hat eine reichere Ausbildung der Tierwelt zur Folge. Das Tierleben der Kleingewässer ist jenem der größeren Wasserbecken nach Artenzahl mindestens gleich, nach Stückzahl aber reicher. Den so durch das Altern von Seen entstandenen Teichen schließen sich Altwässer der Flüsse und künstliche Teiche im Gepräge ihrer Tierbevölkerung an.

Die Tierwelt der Kleingewässer ist der nicht unähnlich, wie sie im Ufergürtel der Seen vorhanden ist (vgl. S. 341 oben); aber sie weicht im einzelnen doch mannigfach von ihr ab. Für streng stenotherme Tiere ist hier kein Raum; der Strudelwurm *Planaria alpina* z. B. findet sich wohl in der Tiefe mancher Seen, aber nicht in stehenden Kleingewässern. Die weite Bodenfläche der Teiche bildet mit ihren reichen Pflanzen- und Detritusmassen ein Paradies für Schnecken und Muscheln. Diese erreichen hier im allgemeinen eine viel bedeutendere Größe als in den Seen (vgl. S. 343). Die meisten Insektenlarven, von Phryganeen, Libellen, Eintagsfliegen, gehören anderen Arten an. Von den Krebstierchen der Seen fehlen viele in den kleinen Wasserbecken ganz, wie *Bosmina coregoni*, *Sida crystallina* und die Copepoden *Diaptomus gracilis* und *graciloides*; andere dagegen kommen hier ebenso vor wie in den Seen, z. B. *Daphne longispina*, *Scapholeberis mucronata*, *Polyphemus pediculus* u. a. Unter den Rädertieren des Seenplanktons gibt es nur wenige, vielleicht kein einziges, das nicht auch im Plankton der Teiche gefunden werden kann[49]). Vor allem aber zeigen die beschränkten Strecken freien Wassers eine freischwebende Tierwelt von anderer Artzusammensetzung und Formbildung; hier trifft man häufig Formen, die in Seen auf den Uferbezirk beschränkt sind, so von Rädertieren *Euchlanis dilatata*, *Brachionus pala* und viele andere, von Wasserflöhen *Chydorus sphaericus* und *Ceriodaphnia*. Die Rädertiere zeigen eine auffällige Massenentwicklung in Teichen, besonders in der ober-

flächlichen Schicht. Im Unterpočernitzer Teich und in Elbaltwassern Böhmens z. B. fanden sie Frič und Vávra[50]) jährlich im Juli so massenhaft, daß andere Planktonten von der Oberfläche fast ganz verdrängt waren (an der Oberfläche 90%, in 1 m Tiefe 40% aller Planktonten).

Manche Tierarten treten in kleineren Wasserbecken in anderen Formen auf als in Seen. Das Rädertier *Triarthra longiseta*[51]) der Teiche unterscheidet sich von der Seeform durch viel geringere Länge der vorderen Borste, und die Teichform von *Anuraea cochlearis*[52]) weicht von der Seeform durch dunklere, bräunlich gelbe Farbe und kürzeren hinteren Stachel ab. Die Daphnien sind in kleinen Gewässern wesentlich größer als ihre Artgenossen in den Seen[53]). Dagegen nimmt die Größe von *Diaptomus laciniatus*[54]) mit der Größe des Wohngewässers zu; in kleinen Bergseen bleibt er trotz reicher Nahrung sehr klein, in großen Seen der Ebene mit ausgesprochener, wenn auch

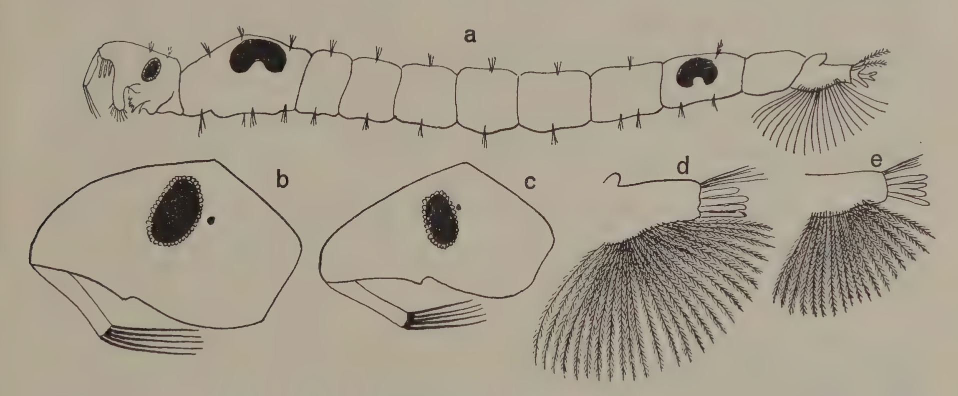


Abb. 102. Larve von *Corethra plumicornis* (a); die zwei schwarzen nierenförmigen Flecke sind luftgefüllte Tracheenblasen. Kopf (b c) und Schwanzfächer (d e), je links von der Teichform (b d), rechts von der Seenform (c e). Nach v. Frankenberg (a) und Wesenberg-Lund (b—e).

armer Planktonregion erreicht er sein Höchstmaß (Länge im Titisee 1050—1200 μ, Sarner See 1430 μ, Zuger See 1500 μ, Vierwaldstätter, Genfer, Neuenburger See 1600 μ, skandinavische Seen 1800 μ). Auch von der Mückenlarve *Corethra plumicornis*[55]) läßt sich eine Teichform von einer Seeform unterscheiden (Abb. 102); die Teichform ist im Gesamtbau plumper, größer (15:11 mm), von trüber Färbung gegenüber der wasserklaren Seeform, hat einen größeren Kopf mit kurzer Schnauze, größere Augen, plumpere Tracheenblasen und einen stärkeren Schwanzfächer (mit 20—26 Borsten gegen 19—22).

Mit den größeren Schwankungen der Temperatur in kleineren Wasserbecken hängt es zusammen, daß bei den Tümpeldaphnien häufiger Männchen auftreten und Ephippien (Dauereier) gebildet werden als bei Seendaphnien, daß sie also polycyklisch sind[53]).

Eine große Einheitlichkeit zeigt die Tierwelt solcher Wasserbecken, die nicht beständig sind, sondern nur für kürzere Zeit ausdauern, der vergänglichen (ephemeren) Wasserbecken, und das trotz der großen Vielgestaltigkeit solcher Gewässer. Die vergänglichen Wasserbecken

bestehen meist periodisch und verschwinden zu bestimmten Zeiten; seltener sind sie völlig zufälliger Natur. Von den Regenpfützen und Lehmgruben bis zu den ausgedehnten südafrikanischen „Pfannen“ gibt es eine Menge von Abstufungen solcher „Himmelsteiche“, die ihren Bestand lediglich unmittelbar den Niederschlägen verdanken und beim Ausbleiben von solchen lange Zeit trocken liegen. Ähnliche Lebensbedingungen bieten den Wassertieren die Überschwemmungsgebiete der Flüsse und die Reisfelder, und andererseits die eigentümlichen Sauglöcherseen, die, wie der Zirknitzer See in Krain oder der Eichener See im südlichen Schwarzwald und manche ähnliche Bildungen in verkarsteten Gebieten, in periodisch wiederkehrenden Zeiträumen ihr Wasser gänzlich verlieren, indem es durch am Grunde gelegene Sauglöcher in die jetzt wasserärmeren unterirdischen Zuflüsse abfließt. Besonders in heißen Gegenden, wo ein scharfer Gegensatz von Regenzeit und Trockenzeit herrscht, sind vergängliche Wasserbecken zahlreich vorhanden; aber sie kommen auch in der gemäßigten und kalten Zone vor. Auch fließende Gewässer können eine derartige Periodizität zeigen, z. B. die Wadis Algeriens, die südlichen Zuflüsse des Roten Meeres oder viele Flüsse Australiens. Aber bei ihnen verläuft sich das Wasser zu schnell, und die übrigbleibenden Tümpel und Kolke gleichen stehenden Wasserbecken.

Die Tiere, die in solchen Wasserbecken leben, müssen imstande sein, das Wasser für längere Zeit zu entbehren, ohne zugrunde zu gehen. Dazu sind nur vergleichsweise wenige Tierarten fähig; aber die zwingende Gewalt dieser Bedingungen übt eine scharfe Auslese und bewirkt dadurch eine Einheitlichkeit der Anpassungsrichtung, die der Fauna ihr Gepräge aufdrückt. Wie artenarm eine solche Lebensgemeinschaft ist, zeigt ein Vergleich zwischen vergänglichen und ausdauernden Regenwassertümpeln, den Levander[56]) anstellt; in den vergänglichen findet er 19 Tierarten (2 Rhizopoden, 2 Heliozoen, 11 Wimperinfusorien, 3 Rädertiere und 1 Bärtierchen), in ausdauernden (auf Felsgrund) über 88 (15 Rhizopoden, 3 Heliozoen, mehr als 12 Wimperinfusorien, 22 Rädertiere, 13 Wasserflöhe, 3 Copepoden, 20 Insektenlarven). Der Mehrzahl nach sind es kurzlebige und daher kleine Tiere, die meist nicht über 1 Jahr alt werden, oft aber im Jahreslauf in vielen Generationen auftreten können. Kurze Entwicklungsdauer und große Fruchtbarkeit kommen oft hinzu, um sie für solche Gewässer von unterbrochenem Bestand geeignet zu machen. Alle diese Tiere besitzen auf irgendeiner Lebensstufe die Fähigkeit, das Wasser entbehren zu können, sei es als Ei, als Larve oder als fertiges Tier. Daneben kommt noch eine zweite Gruppe von Bewohnern periodischer Wasserbecken in Betracht, von bedeutenderer Größe und Lebensdauer, die imstande sind, sich über die Zeit des Wassermangels in den Schlamm einzuwühlen und einen „Trockenschlaf“ zu halten.

Für die Reihe der kurzlebigen Bewohner der vergänglichen Wasserbecken stellen die Krebstiere bei weitem die zahlreichsten Formen. Ja die altertümlichste Gruppe der Krebse, die Euphyllopoden (*Branchipus*, *Apus*, *Estheria*, *Limnadia* u. a.), sind in ihren noch lebenden

Vertretern fast ganz auf solche vergängliche Wasserbecken beschränkt. Sie sind in so hohem Maße an diese Lebensbedingungen angepaßt, daß bei ihnen, soweit sie nicht Kältetiere sind, die Eier sich nur dann entwickeln können, wenn sie eine Zeitlang trocken gelegen haben; bei den kälteliebenden Euphyllopoden müssen die Eier ausfrieren. Daher ist auch diese Krebsgruppe in jenen Erdteilen am artenreichsten vertreten, wo Steppenbildungen ein häufiges Vorkommen solcher versiegender Wasserbecken mit sich bringen, wie in Afrika und Australien; Fr. Brauer züchtete aus dem Schlamm eines Tümpels aus dem Sudan sieben verschiedene Euphyllopoden-Arten. In Europa nimmt die Artenzahl von Westen nach Osten zu[57]). Die Dauereier dieser Krebschen sind so zählebig, daß sie jahrelang trocken liegen können, ohne ihre Entwicklungsfähigkeit zu verlieren; Schlammproben aus Ostafrika, die 14 oder 15 Jahre trocken gelegen hatten, lieferten Larven von Euphyllopoden. Dadurch wird es auch verständlich, daß diese Krebschen an ihren gewöhnlichen Fundorten oft mehrere Jahre lang fehlen können, um dann plötzlich am gleichen Orte wieder in Menge aufzutreten. Die Möglichkeit des Rückzugs in ein Lebensgebiet, das so scharfe Auslese übt, dürfte es wohl auch sein, was es diesen primitiven Krebsformen ermöglicht hat, zu überleben, während ihre Gesippen dem Wettbewerb mit fortgeschritteneren Krebstieren erlagen — wie das ja ähnlich für die Lungenfische (Dipnoer) angenommen werden muß.

Auch bei den Wasserflöhen werden Eier erzeugt, die durch Eintrocknen nicht geschädigt werden, die sog. Dauereier, die vom Ephippium umhüllt sind (Abb. 103). Diese bedürfen der Befruchtung, treten also nur auf, wenn Männchen vorhanden sind; die „Subitaneier", die sich parthenogenetisch, ohne Befruchtung, entwickeln, besitzen keine solche Widerstandsfähigkeit. Wie wirksam der Schutz ist, den die Dauereier durch ihre Hülle haben, zeigt die Tatsache, daß sie den Darmkanal von Fischen ungeschädigt passieren, ja sogar der Einwirkung von Formol widerstehen[58]). Auch rhabdocoele Strudelwürmer erzeugen zuweilen hartschalige Dauereier; ebenso sind bei Rädertieren die befruchteten Eier durch harte Schalen geschützt. Die Wasserflöhe und Rädertiere, die in vergänglichen Wasserbecken leben, sind polycyklisch; bei ihnen treten häufig Generationen mit Männchen und damit Dauereibildung auf, z. B. bei *Daphne magna* und *D. pulex* schon kurz nach dem ersten Auftreten im Frühjahr[59]), bei dem Rädertier *Hydatina senta* schon in der zweiten Generation. Die Copepoden dagegen überstehen das Trockenliegen meist in erhärtenden Schleimkapseln (Cysten); die Muschelkrebse, die in kleinen Pfützen häufig sind, haben oft am Unterrand der einen Schale Leisten, die in Rinnen der anderen Schale eingreifen und einen festen Schluß der Schalen ermöglichen.



Abb. 103. Ephippium eines Wasserflohs *(Daphne pulex)*, zwei Dauereier umschließend. Nach R. Lauterborn.

Dazu kommt die schnelle Entwicklung und die große Fruchtbarkeit dieser Tiere. Von Euphyllopoden sind manche *Branchipus*-Arten schon nach einer Woche fortpflanzungsfähig, und selbst der große „Kiemenfuß“ *Apus* ist nach 14 Tagen bei einer Länge von 1,5 cm geschlechtsreif. Zwar treten sie nur in einer Generation auf; aber manche von ihnen legen wochenlang täglich 300—400 Eier[60]), und für *Tanymastix lacunae* wird die Gesamtzahl der Eier eines Weibchens auf 17000 berechnet[61]). *Daphne magna* ist bei günstigen Nahrungsverhältnissen in 5—6 Tagen erwachsen, liefert 2 Tage später die erste Brut und dann alle 3 Tage eine weitere, wobei die Jungenzahl bei einem Wurf von anfangs 12—16 auf 60 und mehr steigt[62]). Die Vermehrungsrate steigert sich durch parthenogenetische Entwicklung; denn dann sind alle Tiere Weibchen und bringen sämtlich Brut: so bei Phyllopoden, Muschelkrebsen und Rädertierchen, wenigstens in gemäßigten Breiten. Die Nachkommenschaft einer einzigen *Daphne magna* in einem Monat ist auf etwa 30 Millionen Stück berechnet[62]). Dadurch wird es um so wahrscheinlicher, daß bei Eintrocknen des Wasserbeckens auch in möglichst vielen Fällen Generationen mit Männchen zur Erzeugung von Dauereiern vorhanden sind.

Endlich sind eine Anzahl der kleinen Tümpelbewohner so organisiert, daß sie zum Staubkorn eintrocknen können, ohne dabei ihre Lebensfähigkeit zu verlieren; bei erneuter Wasserzufuhr quellen sie wieder auf und leben weiter. Diese Fähigkeit zur „Anabiose“ besitzen viele Rädertiere (*Callidina*, *Philodina*), Bärtierchen, Älchen (Nematoden) und einige Copepoden (Harpacticiden). Auch von ihnen sind manche, z. B. *Philodina roseola*, an vergängliche Tümpel gebunden. Dagegen gehören Rädertiere, die durch ihre Dauereier in solche Gewässer übertragen werden, meist zu den zufälligen, nicht zu den ständigen Bewohnern[63]).

Ein anderer Weg, den Nachteilen des Eintrocknens vergänglicher Wasserbecken zu entgehen, ist das Eingraben in den Schlamm. Schon bei manchen kleinsten Tümpeltierchen, bei Copepoden und Muschelkrebsen, kommt das regelmäßig vor. Durch diese Dauerfähigkeit der kleinen Tümpelbewohner erklärt es sich, daß man aus Bodenproben vergänglicher Wasserbecken durch Aufgießen von Wasser eine Fülle von Leben erwecken kann. Trockener Schlamm von den Wiesen aus dem Überschwemmungsgebiet der unteren Donau lieferte eine stattliche Anzahl von Tierarten aus den besprochenen Gruppen (*Apus*, Cladoceren, Muschelkrebse, Bärtierchen, mehrere Strudelwurmarten, einen Nematoden, sowie einige Borstenwürmer)[64]). Viele Arten aus diesen Tiergruppen (von Zentralafrika, Australien) kennt man bisher nur aus solchen Zuchten[65]). Dadurch aber wird auch die Verschleppung mit Schlammteilchen an den Füßen der Vögel in hohem Maße begünstigt und die weite Verbreitung dieser Tierarten erklärt.

Aber auch größere Tiere sind zu solchem zeitweiligen Trockenleben imstande, z. B. einige Insektenlarven, vor allem aber Mollusken und Fische. Der erhärtende Schlamm bildet eine undurchlässige Schutzhülle, die nicht selten noch durch Schleimabsonderungen verstärkt wird,

und diese verhindert das Eintrocknen. Besonders häufig begegnet uns ein solcher Trockenschutz in den Tropen. In den austrocknenden Becken und Wasserläufen afrikanischer Steppen gedeiht die Muschelgattung *Spatha*, die während der Trockenzeit im Schlamm vergraben ruht; die lange Unterbrechung des Wachstums bewirkt ein starkes Hervortreten der Jahresabsätze an der Schale. Von Schnecken gehören hierher vor allem Vorderkiemer, die ja in ihrem Deckel einen trefflichen Vertrocknungsschutz besitzen; *Ampullaria, Melania, Melanopsis, Bythinia* kommen auf diese Weise in afrikanischen, südasiatischen, australischen und südamerikanischen Gewässern über die Trockenzeit hinweg. Daher mag es auch kommen, daß in den Binnengewässern Ostafrikas die Vorderkiemer mit 112 Arten bei weitem über die deckellosen Wasserlungenschnecken (Limnaeiden) mit 46 Arten überwiegen[66]. In der gemäßigten Zone flüchten sich übrigens auch Limnaeiden beim Eintrocknen ihres Wohnbeckens in den Schlamm und überleben dort; auf der Insel Öland fand E. Wahlgren[67] Limnaeen und Planorben in vergänglichen Tümpeln überlebend, und aus trockener Erde des Überschwemmungsgebiets der unteren Donau kamen gleich am ersten Tage nach dem Übergießen kleine Limnaeen heraus[64]. Auch Köcherfliegenlarven bis 8 mm Länge wurden in diesem Schlamm gefunden, und Versuche mit der Larve von *Libellula depressa*[68] haben gezeigt, daß sie 50 Tage und länger das Leben in trockener Luft erträgt und deshalb zeitweilig austrocknende Wasserbecken bewohnen kann.

Besonders häufig graben sich in den Tropen Fische in den Schlamm ein. Viele Reisende berichten darüber; in Ceylon sind, schon wenige Tage nach dem Eintritt des Regens, die Eingeborenen in den vorher ausgetrockneten Weihern und Tümpeln eifrig am Fischfang[69]; in Celebes werden während der Trockenzeit Aale (*Anguilla mauritiana*) aus dem eingetrockneter Lehmschlamm der Reisfelder ausgegraben[70]. Die Fähigkeit, im Schlammbett eingegraben die wasserlose Zeit zu überleben, findet sich bei Fischen verschiedenster Verwandtschaftskreise; genannt seien von Symbranchien *Symbranchus* und *Monopterus* (z. B. Reisfelder Javas), von Siluriden *Callichthys* (Südamerika), von Cypriniden *Discognathus* (bei Aden). Meist besitzen sie noch besondere Einrichtungen für die Veratmung atmosphärischer Luft. Vor allem aber zählen die Lungenfische *Protopterus* und *Lepidosiren* hierher, von denen jener im tropischen Afrika, dieser in Südamerika, im Überschwemmungsgebiet des Amazonenstroms, vergängliche Wasserbecken bewohnt. In unseren Breiten ist besonders bei dem darmatmenden Schlammpeitzger (*Misgurnus fossilis*) die Fähigkeit, sich beim Austrocknen seines Wohngewässers in den Schlamm zu vergraben und auch dort zu überwintern, oft beobachtet worden[71]. Aber auch andere Fische sind dazu imstande; im Überschwemmungsgebiet der Donau fand man Karauschen und Schleihen[64] im trockenen Boden; im Bett ausgetrockneter Bäche in Mazedonien kann man Barben ausgraben[72], ja für einige Zeit können selbst Karpfen und Barsche so am Leben bleiben. Daß auch die Eier kleiner kurzlebiger Fische (*Cynolebias*) 5 Monate lang im Schlammgrund ausgetrockneter Gewässer ausdauern und sich bei neuer Füllung der

Mulden mit Wasser entwickeln können, ist neuerdings beobachtet worden [73]).

Schließlich finden sich in solchen vergänglichen Wasserbecken auch Bewohner, die nur zugewandert sind, wie Wasserkäfer und andere Wasserinsekten, Batrachier und Wassermolche, die beim Eintrocknen wieder fortwandern. Besonders wunderbar erscheint es, daß im tropischen Südamerika auch Fische in dieser Weise aus eintrocknenden Gewässern auswandern und, oft zu Scharen vereinigt, über Land neuen Wasserbecken zustreben; es sind die darmatmenden Welse *Callichthys* [74]) und *Doras* [75]). Daß in den Tropen so häufig Wasserbecken dem Austrocknen ausgesetzt sind, gibt uns auch die Erklärung dafür, daß dort so zahlreiche Batrachier ihre Eier nicht dem Wasser anvertrauen, sondern Brutpflege üben [76]). In ganz eigenartiger Weise tragen die Frösche *Dendrobates bivittatus* (Surinam) und *Phyllobates trinitatis* (Trinidad und Surinam) dem Eintrocknen des Wohngewässers Rechnung: bei eintretendem Wassermangel saugen sich ihre 6—7 mm langen Kaulquappen auf dem Rücken des Elterntieres fest und werden so zu einer anderen Wasseransammlung getragen [77]).

Am schärfsten ausgeprägt erscheinen die konvergenten Anpassungen an häufiges Austrocknen des Wohnplatzes bei jener Lebensgemeinschaft kleinster Süßwassertiere, die in den Moosrasen auf Felsen und Bäumen, Mauern und Dächern haust [78]). Diese Moosrasen sind als besonderer Fall periodischer Kleingewässer hier anzuschließen. Wie in ihnen der Wechsel von Feucht und Trocken meist überaus häufig ist, so erreicht auch der Temperaturwechsel hier ganz außerordentlich große Schwankungen. Die Gelegenheit zur Entfaltung der Lebenstätigkeiten, wie sie durch die Durchtränkung der Moosrasen durch Regen geboten wird, währt zu gewissen Zeiten nur so kurz, daß sie oft nicht hinreicht für die Entwicklung der Tiere von Ei zu Ei, d. h. bis zur Erreichung der Fortpflanzungsfähigkeit. Daher müssen nicht nur die Eier, sondern auch die fertigen Zustände der Moosbewohner vor dem Tode durch Eintrocknen gesichert sein. So haben denn alle Bewohner der nur zeitweise durchfeuchteten Moosrasen die Eigenschaft, das Eintrocknen anabiontisch zu überleben; sie können zum Stäubchen eintrocknen, ohne ihre Lebensfähigkeit einzubüßen. Regelmäßig periodisches Eintreten von Geschlechtsreife, Entstehung von Männchen u. dgl. fehlt hier; alle Erscheinungen werden unmittelbar durch die äußeren Umstände, Befeuchtung und Austrocknen, ausgelöst.

Die Bewohner dieser periodischen Süßwasseransammlungen gehören zu den Rhizopoden, Fadenwürmern, Rädertieren (besonders Bdelloiden von der Gattung *Callidina* und *Philodina*), Bärtierchen (Tardigrada) und Copepoden (Harpacticiden); sie sind bryophile Formen. Dazu gesellen sich als bryoxene Formen Luftbewohner, die durch das Austrocknen des Wohnplatzes nicht beeinträchtigt werden, kleinste Insekten und Milben. Mit Ausnahme der Bärtierchen, die im allgemeinen die Moospflänzchen ansaugen, sind es meist Detritusfresser. Doch kommt bei vielen gelegentlich auch räuberische Ernährungsweise vor (Nematoden, Bärtierchen). In Anpassung an die Gestaltung des Wohn-

orts sind Haft-, Klammer- und Hemmungsbildungen weit verbreitet, die verhindern, daß die kleinen Moosbewohner oder ihre Eier durch starken Regen aus dem Moosrasen herausgespült werden. Bei den Bärtierchen finden wir starke Fußkrallen und zuweilen lange borstenartige Fäden auf der Oberfläche (Abb. 104); die Rädertiere tragen

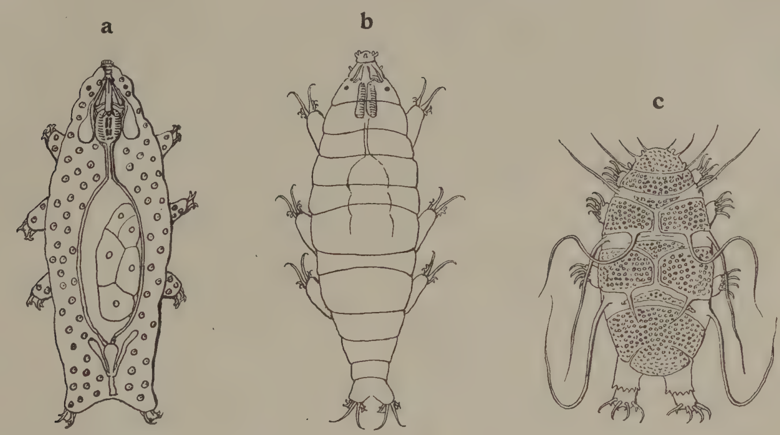


Abb. 104. Bärtierchen (Tardigraden) aus Moosrasen: a) *Macrobiotus*, b) *Milnesium*, c) *Echiniscus*. Nach F. Richters.

Kittdrüsen an ihrem Fuß, mit deren Sekret sie sich anheften können. Die Eier der Bärtierchen (Abb. 105) sind bei vielen Arten ganz mit Dornen und Stacheln besetzt und dadurch im Moos verankert; andere Arten legen glatte Eier in ihre eben abgestreifte Haut hinein, die ihrerseits durch die Krallen im Moos festgehalten wird.

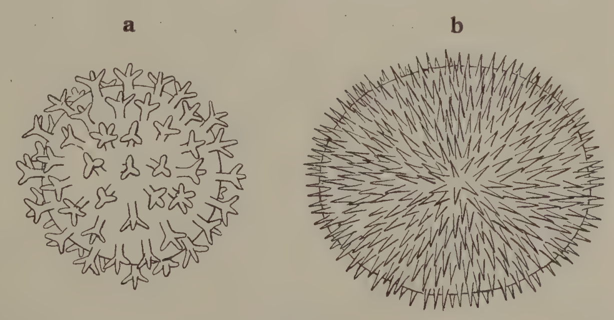


Abb. 105. Eier von Tardigraden: a) von *Macrobiotus granulatus*, b) von *M. coronifer*. Nach F. Richters.

Sehr groß sind die Temperaturschwankungen, denen die bryophilen Moosbewohner an manchen Orten ausgesetzt sind; denn die Moospolster liegen häufig an Stellen, die tags dem glühenden Sonnenbrand, nachts starker Abkühlung unterliegen. Das vermögen jene Tierchen im Zustand latenten Lebens (Trockenschlaf) ohne Schaden auszuhalten; denn sie besitzen dann eine ganz erstaunliche Widerstandskraft gegen hohe wie niedrige Temperaturen; man hat sie wieder aufleben sehen aus Moosen, die bis zu + 80°, ja zum Teil bis 150°, erwärmt oder in flüssigem Helium bis — 272° abgekühlt worden waren [79].

Die Moosfauna überrascht durch ihre durchaus kosmopolitische Zusammensetzung. Das verschwindend geringe Gewicht der eingetrockneten Tierchen begünstigt eine Verbreitung durch den Wind, ähnlich wie bei den Sporen der Farne. Die scharfe Siebung durch die ungünstigen Lebensverhältnisse verhindert einen Wettbewerb lokaler Tierformen mit den Moosbewohnern. So haben denn die einzelnen Arten horizontal und vertikal eine sehr weite Verbreitung. Von 12 antarktischen Rädertieren (Bdelloiden) sind sieben schon anderswo gefunden worden. Die meisten aus der Antarktis heimgebrachten Bärtierchen waren schon aus Europa und den nordpolaren Gebieten bekannt, und aus Columbien wurde unter 26 Arten von Bärtierchen nur eine neue heimgebracht[80]). *Milnesium tardigradum* z. B. kennt man von Spitzbergen, Skandinavien, Schottland, Frankreich, Gibraltar, Deutschland, den Alpen, Java, Himalaya, Kerguelen, Neu-Amsterdam und der Vancouver-Insel[81]). Ebenso ist der Harpacticide *Epactophanes richardi* in Europa, Grönland und Spitzbergen, Java und der Antarktis gefunden worden[82]). Die Bärtierchen *Echiniscus suillus* und *Macrobiotus oberhäuseri* wurden noch in 4300 m ü. M. auf dem Mont Blanc nachgewiesen. Dabei ist die Stückzahl oft sehr groß; aus 0,26 g trockenem Moos von Spitzbergen konnten 121 Bärtierchen aus 4 Arten ausgesucht werden. Allerdings sind die Moosrasen aus Tropengegenden weit ärmer.

Literatur.

1) Phyllopodes, in Catal. Invertébrés de la Suisse. Genf 1908. — **2**) Bull. Illinois State Laboratory nat. history 8. — **3**) Z. f. wiss. Zool. 115, S. 292. — **4**) *Lauterborn, Rheinstrom 1, S. 337 f. — **5**) *Apstein, Süßwasserplankton, S. 92. G. Alm nach A. Thienemann, Allg. Fischerei-Ztg. 1922, Nr. 21, S. 327. — **6**) F. A. Forel, Handbuch der Seenkunde, Stuttgart 1901, S. 99 bis 133. — **7**) F. V. Colditz, ZfwZ. 108, S. 531. — **8**) H. Behrens, Die vertikale Verbreitung des Krustazeenplanktons. Berlin 1914. — **9**) B. Hofer, Schriften Ver. Gesch. Bodensees 28, Anhang. — **10**) A. Thienemann, Arch. f. Hydrob. 12, S. 1—65. — **11**) A. J. Woeikoff, Intern. Rev. Hydrob. 1, S. 280. — **12**) G. Hüfner, A. f. (An. u.) Physiol. 1894, S. 130. — **13**) *Insektlivet, S. 451. — **14**) P. Schiemenz, in „Aus deutscher Fischerei", Neudamm 1911, S. 75—82. — **15**) O. J. Lie-Pettersen, Bergens Mus. Aarbog 1909, Nr. 15. — **16**) *Wesenberg-Lund, Insektlivet, S. 454—458. — **17**) E. Scheffelt, Allg. Fischerei-Ztg. 1920, Nr. 15, S. 176—181. — **18**) C. Wesenberg-Lund, Int. Rev. Hydrob. 1, S. 574—609. — **19**) K. Miller, Schriften Ver. Gesch. Bodensees 4, S. 123—134. — **20**) *Zschokke, Tiefenfauna, S. 26. — **21**) F. Hoppe-Seyler, Schriften Ver. Gesch. Bodensees 24, S. 29—48. — **22**) C. Wesenberg-Lund, Proc. R. Soc. Edinburgh 25, S. 435 ff. — **23**) *Zchokke, Tiefenfauna, S. 29, 181; S. 161. — **24**) E. Schermer, A. f. Hydrob. 9, S. 587—605. — **25**) *Zschokke, Tiefenfauna, S. 28; S. 150. — **26**) W. Roszkowski, Zool. Anz. 40, S. 375, u. 43, S. 88, Natw. Wschr. N. F. 14, S. 491. — **27**) F. Ruttner, Int. Rev. Hydrobiol. 6, S. 521. — **28**) V. Brehm, Int. Rev. Hydrob. 3, S. 173. H. Dieffenbach, Int. Rev. Hydrob. Biol. Suppl. 3, S. 41 f. F. V. Colditz, ZfwZ. 108,

S. 591. K. Lantzsch, ZfwZ. 108, S. 689f. A. Schaedel, AfHydrob. 11, S. 534. — 29) K. Apstein, Ber. Naturf. Ges., Freiburg 8, S. 76. — 30) C. Wesenberg-Lund, Proc. R. Soc. Edinburgh 25, S. 416. — 31) G. Burckhardt, Rev. Suisse de Zool. 7, S. 680. — 32) *Smolian, Merkbuch, S. 448. — 33) *Apstein, Süßwasserplankton, S. 89. — 34) A. Tollinger, ZJb. Syst. 30. — 35) F. Zschokke, Rev. Suisse de Zool. 2, S. 366f. — 36) C. Wesenberg-Lund, Pr. R. Soc. Edinburgh 25, S. 416f. — 37) *Apstein, Süßwasserplankton, S. 127f. — 38) B. Hofer, Schriften Ver. Gesch. Bodensees 28, Anhang. — 39) Frič und Vávra, Af. Landesdurchf. Böhmens 10, Nr. 3. — 40) H. Huitfeld-Kaas nach O. J. Lie Pettersen, Bergens Museums Aarbog 1909, Nr. 15, S. 9. — 41) C. Wesenberg-Lund, P. Roy. Soc. Edinburgh 25, S. 1157. — 42) H. Weigold, Int. Rev. Hydrob. Suppl. 2, S. 114. — 43) *J. Walter, Wüstenbildung, S. 94. — 44) A. Thienemann, Ztschr. f. Fischerei N. F. 1, S. 193f. Ders., Arch. f. Hydrob. 12, S. 1—12. 45) Lunds Universitets Årskrift N. F. Avd. 2, Bd. 14, Nr. 31. — 46) Naturwiss. 9, S. 343—346. — 47) S. Ekman, Int. Rev. Hydrob. 7, S. 159. — 48) Krogh u. Leitch (Journ. of Physiol. 1920) nach A. Loewy, Naturwiss. 10, S. 922. — 49) C. Wesenberg-Lund, Mém. Ac. Sci. L. Danemarck, Sect. Sci. (8) 4, S. 196. — 50) Arch. f. Landesdurchf. Böhmens 4, S. 46 u. 66. — 51) O. Zacharias, Forschungsber. biol. Stat. Plön 1. — 52) *Wesenberg-Lund, Studier, spec. del, Summary, S. 32 f. — 53) E. Wagler, Zoologica 26, S. 341 u. S. 315. — 54) G. Burckhardt, Rev. Suisse de Zool. 7, S. 656. — 55) C. Wesenberg-Lund, in Mindeskrift for J. Steenstrup 1914, S. 17—19. — 56) Acta Soc. Fauna Flora Fennica 18, Nr. 6, 1900. — 57) E. Wolf, Verh. D. Z. Ges. 18, 1908, S. 130f., S. 139. — 58) A. Tollinger, ZJb. Syst. 30, S. 254. — 59) E. Wagler, Zoologica 26, S. 314. — 60) E. Wolf, Verh. D. Zool. Ges. 18, S. 139. — 61) R. Müller, ZfBiol. 69, S. 148. — 62) V. Langhans, Verh. D. Zool. Ges. 19, 1909, S. 281—291. — 63) James Murray, Int. Rev. Hydrob. 4, S. 299—310. — 64) Gr. Antipa, Verh. Int. Z. Kongr., Graz 1910, S. 202f. — 65) G. O. Sars, Christiania Vidensk.-Selskebs Forh. 1885, Nr. 8, 1888, Nr. 8. — 66) E. v. Martens in *Deutsch-Ostafrika 4. — 67) Ark. f. Zoologi 9, Nr. 19. — 68) A. Portmann, Die Odonaten der Umgebung v. Basel. Diss. 1921, S. 98. — 69) *Tennent, Ceylon, S. 339f. — 70) *P. u. F. Sarasin, Celebes 2, S. 210. — 71) W. Schreitmüller, Bl. Aqu. Terr.-Kunde 28, S. 114. — 72) *Doflein, Mazedonien, S. 504. — 73) A. Adloff, Bl. Aqu. Terr.-Kde. 34, S. 252. — 74) *Schomburgk, Reisen 2, S. 411f. — 75) *Cambridge Nat. Hist.: Fishes, S. 292 u. 590. — 76) G. Brandes u. W. Schoenichen, Abh. Natf. Ges. Halle 22, S. 39ff. — 77) *Brehms Tierleben 4, S. 323 u. 326. — 78) F. Richters in *Fauna arctica 3, S. 495—508, und Artikel „Tardigraden“ in *Handwörterb. d. Naturw. 9, S. 1015—1020. F. Heinis, A. f. Hydrob. 5, S. 86—166 u. 217—256. — 79) F. Rahm, Zeitschr. f. allg. Physiol. 20, S. 1—34. Ders., Ak. v. Wetensch. Amsterdam, Verslag Wis- en Natuurkund Afd. 29, S. 499—512. — 80) Heinis b. *Fuhrmann u. Mayer, Colombie 1914, S. 675—730. — 81) F. Richters, ZJb. Syst. 26, S. 196—213. — 82) R. Menzel, Treubia 2, S. 143.

XIX. Süßwässer der Tropen und Polargegenden. Andere Binnengewässer.

Die bisherige Darstellung der Tierverbreitung im Süßwasser bezieht sich hauptsächlich auf die gemäßigte Zone, da hier die Verhältnisse am gründlichsten durchforscht sind. Das Tierleben in den tropischen und polaren Süßwässern weicht aber in vielen Beziehungen von dem geschilderten Verhalten ab. Es sollen daher hier die hauptsächlichsten Unterschiede besprochen werden.

Die Süßwässer der Tropen, fließende wie stehende, sind wohl hauptsächlich durch ihre Thermik von denen der übrigen Zonen verschieden. Die Temperaturschwankungen im Laufe des Jahres sind unbedeutend, soweit es sich nicht um flache stehende Wasserbecken handelt, die dem Austrocknen ausgesetzt sind. Ebenso ist in den Seen der Unterschied zwischen Oberflächen- und Tiefentemperatur viel geringer als in den gemäßigten Gürteln; im Nyassa-See wurden im Dezember an der Oberfläche 27,6—29,7 ° C, in 193 m Tiefe 22,75 ° C gemessen. Über die Sauerstoffverteilung liegen keine Untersuchungen vor.

Was die Tierbevölkerung der tropischen und subtropischen Süßwässer angeht, so ist die Mannigfaltigkeit der Tiere dort zweifellos größer als in den gemäßigten und kalten Gürteln. Die Zahl der im Süßwasser vertretenen Tiergruppen ist größer. Das erklärt sich dadurch, daß hier stenotherm wärmeliebende Tiere ihre echte Heimat haben, daneben aber eurytherme Formen durchaus nicht ausgeschlossen sind. Jenen aber ist das Vordringen in Gewässer mit größeren Temperaturschwankungen erschwert. Viele Schnecken- und Muschelgattungen sind auf die tropischen Gewässer beschränkt; aber einige haben sich aus früherer wärmerer Zeit (Tertiär) im gemäßigten Gebiet als Relikte erhalten: so finden sich zwei Arten der Schneckengattung *Melanopsis* in warmen Quellen der Maremme von Toscana und in den Thermen (+ 32 °) von Püspökfürdö bei Nagyvarad in Ungarn[1]), und in Bächen und Flüssen der Balkanhalbinsel bis hinauf nach Steiermark lebt eine *Melania*-Art (*M. holandri*). Der bei uns nur zerstreut vorkommende *Cyclops prasinus* findet sich in Afrika überall, während der kälteliebende *C. strenuus* dort fehlt. Im übrigen braucht nur an Delphine, Sirenen, Flußpferde erinnert zu werden, an Krokodile und die große Zahl der Süßwasserschildkröten, denen in den gemäßigten Zonen nur wenige Arten gegenüberstehen, und an die Wassersaurier. Ungemein groß ist die Mannigfaltigkeit der Fische in den tropischen Süßwässern. Vom Amazonenstrom werden 748 Arten, vom Kongo nahe an 400, vom Nil 192, vom Ganges mit Brahmaputra 170 aufgeführt; die Insel Java hat zwischen 150 und 200 Arten echte Süßwasserfische, Borneo sogar 404 Arten, während in ganz Europa nur 126 Arten vorkommen.

Aber daneben ist an der reichen Mannigfaltigkeit der Süßwasserbewohner eine große Anzahl neuer Einwanderer aus dem Meere be-

teiligt. Der Übergang aus dem Meere ins Süßwasser scheint in den Tropen wesentlich leichter zu geschehen als in den kälteren Gebieten. Worauf das begründet ist, bedarf noch genauerer Untersuchung. Ob es die Temperaturverhältnisse sind, die hier in den süßen Gewässern denen des Meeres näher kommen, erscheint in solcher Allgemeinheit zweifelhaft. Eine gewisse Bedeutung mag es haben, daß die heftigen Tropenregen zu gewissen Jahreszeiten und in gewissen Gegenden den Salzgehalt der Oberflächenschicht des Meeres dauernd herabsetzen, wodurch manchen Meerestieren ausgedehnte Gelegenheit zur Anpassung an weniger salzhaltiges Wasser geboten ist. Tatsache ist es jedenfalls, daß hier von Krebstieren, Mollusken und Fischen weit zahlreichere Gattungen, zum Teil selbst Arten, dem Süßwasser und Meere gemeinsam sind und viel mehr andere Süßwasserformen durch nahe Verwandtschaft mit Meerestieren verbunden sind als in den kälteren Gebieten. Die im malayischen Archipel vorherrschenden und ihn kennzeichnenden Süßwasserschnecken und -muscheln stehen denen des Meeres näher als die charakteristischen Süßwassermollusken der kälteren Länder[2]), und nirgends in der Welt ist eine solche Schar von marinen Mollusken beim Übergang zum Süßwasserleben zu finden wie in Birma und den benachbarten indischen und siamesischen Gebieten[3]). Auch Flohkrebse, Asseln und Krabben (Brachyura) der Süßwässer des warmen Erdgürtels stehen denen des Meeres vielfach nahe[4]). Das gleiche gilt in ausgedehntem Maße für die Fische, z. B. in Ostaustralien, Java, der Berberei und dem tropischen Südamerika[5]). Haie und Rochen bewohnen das Süßwasser nur in tropischen und subtropischen Ländern. So konnte v. Martens[6]) den Ausspruch tun: „Die Ähnlichkeit der gesamten Süßwasserfauna mit der gesamten Meeresfauna nimmt vom Pol gegen den Äquator zu“. Immerhin möchte ich nicht, wie die Vettern Sarasin[7]), diese Regel als v. Martenssches „Gesetz“ bezeichnen, in Abneigung gegen die Verwendung des Ausdruckes Gesetz für ökologische Regelmäßigkeiten.

Was das Tierleben der tropischen Seen angeht, so liegen nur spärliche Angaben vor. Eine Anzahl der großen mittelafrikanischen Seen wird als arm an Tieren geschildert, besonders auch als arm an Plankton. Das Plankton des Kiwu-Sees ist ein fast reines Copepodenplankton; Cladoceren fehlen, Rädertiere sind nicht häufig; auch im Tanganjika-See fehlen planktonische Cladoceren, und im Albert-Edward-See herrschen Copepoden im Plankton vor[8]). Es erscheint sonderbar, daß aus einem so großen See, wie dem Tanganjika, nur 1 Planarie, 4 Borstenwürmer, 3 Süßwasserschwämme bekannt sind[9]). Auch in den Gewässern der indischen Inselwelt treten niedere Krebse unvergleichlich viel spärlicher auf als bei uns[10]); in Java ist die Menge der Phyllopoden, Muschelkrebse (sechs Arten) und Copepoden gering, und auch in den Seen von Sumatra finden sie sich bei bemerkenswerter Menge nur in geringer Artenzahl[11]); auch von Samoa wird das Plankton als arm und kümmerlich geschildert[12]). Daß bei der großen Gleichmäßigkeit der Temperatur Cyklomorphosen (vgl. S. 351) nicht vorkommen, kann nicht überraschen; auch cyklisches Auftreten

von Männchen bei den Cladoceren scheint zu fehlen. Zehnfüßige Krebse (Dekapoden) dagegen sind im Süßwasser der Tropen viel häufiger als bei uns; im Tanganjika-See kommen 12 Langschwänzer und 5 Kurzschwänzer vor; im indischen Archipel sind 112 Arten nachgewiesen (in Europa im ganzen nur 7)[10].

Eine sehr eigentümliche, in ihren Zusammenhängen noch unaufgeklärte Tatsache ist es, daß bei manchen niederen Krebsen die parthenogenetische Fortpflanzung gegen den Äquator zu mehr und mehr eingeschränkt ist. Für Wasserflöhe zwar wird berichtet, daß Männchen in den Tropen sehr selten seien[13]. Anders jedoch bei Phyllopoden und Muschelkrebsen. Während es in den kälteren Breiten Euphyllopoden-Arten gibt, bei denen Männchen noch nie gefunden wurden (*Limnadia lenticularis*) oder sehr selten sind, kommen bei afrikanischen Arten (*Limnadia*, *Lepidurus*, *Apus* u. a.) Männchen in der Überzahl vor. Bei den Muschelkrebsen des tropischen und subtropischen Afrika sind regelmäßig Männchen vorhanden, auch bei Arten, die identisch oder nächstverwandt sind mit solchen aus kälteren Zonen, bei denen hier nie ein Männchen gefunden wurde: z. B. *Cypridopsis newtoni* in Algier und Tunis mit, bei uns ohne Männchen, ebenso *Eucypris virens* in Alabama U. S. A., *Cypris puberoides* in Ostafrika beide Geschlechter, die verwandte *C. pubera* bei uns nur Weibchen[14].

Die Süßwässer der polaren Gebiete sind durch die niedrige Temperatur in ihrem Tierleben wesentlich beeinflußt. Die Flüsse bedecken sich im Winter in ihrem Unterlauf mit einer ausdauernden Eisdecke. Die Zahl der Fischarten, die sie bewohnen, ist gering; ein ansehnlicher Teil davon sind aufsteigende Wanderfische, von denen manche auch außerhalb der Laichzeit in den Flüssen zurückbleiben. Aus einem so gewaltigen Strome wie dem Ob (Stromgebiet 3 Millionen km²) sind nur 45 Fischarten bekannt, aus ganz Sibirien mit Ausschluß des Amur und des Baikalsees nur 62[15]. In der Boganida (Taymyrland, 71° nördl. Br.) fand v. Middendorf mehr als ein Dutzend verschiedene Flußfische; außer Quappe, Hecht, Stichling und Barsch waren es nur Salmoniden, von denen nur zwei, die Äsche (*Thymallus*) und *Salmo coregonoides*, echte Standfische sind, während die übrigen Arten zum Laichen in den Fluß aufsteigen. Auch die polaren Flüsse Nordamerikas beherbergen nur wenig Fischarten. Aus dem Yukon-Fluß werden 14, aus dem Saskatchewan-Nelson-Fluß 22 angegeben; der Mackenzie-Fluß enthält 23 Arten, davon sind 11 Salmoniden[16]. Salmoniden sind es denn auch, die am weitesten nordwärts vordringen, noch auf Grinnell-Land, in 82° 34′ nördl. Br., sind die Saiblinge *Salmo arcturus* und *S. naresi* erbeutet worden. Wie widerstandsfähig solche polare Fische sein können, zeigt das Beispiel des Alaska Blackfisch (*Dallia pectoralis*), eines Verwandten des Hechts, der in großer Stückzahl die Flüsse und moosreichen Teiche von Alaska und Ostsibirien bevölkert; er kann wochenlang in Körben gefroren liegen und lebt nach dem Auftauen weiter; ein von einem Hunde verschlungener gefrorener Fisch taute im Magen auf und wurde lebend ausgespien[17].

Die stehenden Gewässer der polaren Gebiete sind noch mehr als die Flüsse während eines großen Teils des Jahres mit Eis bedeckt und nur mehr oder weniger kurze Zeit offen. So dauert die eisfreie Zeit bei dem isländischen Myvatn (65^0 $33'$ nördl. Br.) etwa 5 Monate, bei einem See nahe Werchojansk, der kälteberühmten Stadt Ost-Sibiriens (67^0 $33'$ nördl. Br.) $3^1/_2$ Monate, in Spitzbergen ($76-80^0$ nördl. Br.) in günstigen Lagen für Kleingewässer $2^1/_2$, für Großgewässer 2 Monate, in ungünstigen Lagen nur $1^1/_2$ Monate, bei den Seen auf Grinell-Land (82^0 nördl. Br.) $1^1/_2$ Monate und bei den Seen der antarktischen Ross-Insel (64^0 südl. Br.) nur einige Wochen, ja einige tauen in manchen Jahren gar nicht auf. Aber sobald sie eisfrei sind, erhebt sich dank der ständig wirkenden Sonne ihre Temperatur sehr bald und hält sich auf einer ziemlich gleichmäßigen Höhe. Die Tierbevölkerung solcher Gewässer ist ärmlich. Aus dem Süßwasser Spitzbergens kennt man nur 15 Arten niedere Krebstiere (1 Phyllopoden, 4 Wasserflöhe, 4 Muschelkrebse, 6 Copepoden), von der Bäreninsel sind deren 10, von Franz-Josephsland nur zwei bekannt[18]). Nur wenige Arten sind eben fähig, solche extremen Bedingungen auszuhalten. Es gibt eine subarktische Genossenschaft von Planktonkrebschen, das sind: *Holopedium gibberum*, *Daphne hyalina*, *Bosmina obtusirostris*, *Bythotrephes longimanus*, *Diaptomus laciniatus* und gewisse andere Copepoden-Arten und vielleicht *Heterocope*[19]). Auch von planktonischen Rädertieren ist ein ähnlicher Stamm vorhanden, der im freien Wasser stets wiederkehrt: *Polyarthra platyptera*, *Synchaeta* sp., *Asplanchna priodonta*, *Anuraea aculeata*, *Notholca longispina*, *Conochilus unicornis*, *Triarthra longiseta*. Sehr auffällig ist die weite Verbreitung von Rotfärbung bei nordischen Planktoncopepoden. Im übrigen gilt für das Plankton der nordischen Seen allgemein, daß der pflanzliche Bestandteil gegenüber dem tierischen sehr zurücktritt[19]); die tierischen Planktonten ernähren sich vorwiegend von Detritus.

Bemerkenswert ist, daß die Entwicklungsdauer bei nordischen Copepoden sehr verkürzt ist. Die Zeit vom Ausschlüpfen der Nauplien bis zum Austreten der Eier in die Eisäcke beträgt bei

Cyclops scutifer	in Nordschweden max. 1 Monat,	in Mitteleuropa über 4 Monate
Diaptomus denticornis	„ „ 2 Monate	„ „ länger als 2 „
„ *graciloides*	„ „ etwas $>$ 2 „	„ „ 10 „
„ *laciniatus*	„ „ kaum 2 „	„ „ 10—11 „ [20]).

Das mag vielleicht auf unmittelbare Einwirkung des verlängerten Lichtgenusses zurückzuführen sein; jedoch dürfte auch die Auslese an solcher Anpassung beteiligt sein. Entsprechend der kurzen Lebensperiode tritt bei vielen Daphnien nur einmal eine Männchengeneration auf, sie sind monocyklisch; der Copepode *Diaptomus minutus* hat in Thingvallavatn (Island) überhaupt nur eine Generation. Von Euphyllopoden treten in arktischen Gewässern die typischen Kaltwasserformen auf, besonders aus der Gattung *Lepidurus*. Sie nehmen mit flachen Schmelzwasserlachen vorlieb; in tieferen Gewässern halten sie sich in Ufernähe; in wenigen Wochen wachsen sie zu erstaunlicher Größe heran. Immerhin braucht *L. arcticus* von Ei zu Ei mindestens $1^1/_2$ Monate,

so daß die Art wohl in den kältesten und vegetationsärmsten Gebieten fehlt[18]). Die Dauereier müssen ein Einfrieren durchmachen, um sich dann weiter entwickeln zu können. Wie sich die Zahl der Generationen bei diesen niederen Tieren verringert hat, so verteilt sich die Entwicklung der Frösche an der Nordgrenze ihres Vorkommens auf 2 Jahre: im September bis Oktober findet man dort Kaulquappen, die erst nur die Hintergliedmaßen zeigen und in diesem Zustande überwintern, um ihre Metamorphose erst im nächsten Jahre zu erledigen[21]).

Trotz der Armut an Arten kann bei günstigen Verhältnissen das Tierleben in einem See ein sehr reges sein. In dem isländischen Myvatn[19]) ist es sogar außerordentlich reich. Der feine Bodenschlamm ist von gewaltigen Mengen von Schnakenlarven (*Chironomus*) belebt; daneben sind auch Larven anderer Mücken (*Culex* und *Simulium*) zahlreich vorhanden; benthonisch lebt eine ganze Anzahl niederer Krebschen, besonders Wasserflöhe; dagegen kommt, entsprechend der geringen Tiefe, nur eine Art pelagischer Krebschen vor, *Daphne longispina*; in einzelnen Teilen, wo warme Quellen entspringen, ist die Zahl der Schnecken (*Limnaea, Planorbis*) sehr groß. Entsprechend diesem Reichtum an Futter enthält der See große Mengen von Forellen.

Im Winter bilden die schlecht wärmeleitende Eisdecke und die sich darüber lagernden Schneemassen einen Schutz vor zu schneller Abkühlung. So friert selbst der seichte, an der tiefsten Stelle nur wenig über 3 m tiefe Sadonach-See bei Werchojansk trotz der ungeheuren Kälte nie bis zum Grunde zu, und auf Spitzbergen frieren Wasseransammlungen von mehr als 2 m Tiefe nicht aus. Immerhin können viele Wassertiere das Einfrieren ohne Schaden vertragen. Die Dauereier der Krebschen überleben den Einschluß in das Eis ohne weiteres. Auch Rädertiere sind unempfindlich dagegen, nicht blos als Ei, sondern auch im fertigen Zustand. Daher kommen sie in polaren Wasseransammlungen oft in großen Mengen vor, auf der Ross-Insel z. B. in solcher Fülle, daß sie die Steine nahe dem Seeufer mit einer roten Schicht überzogen. Rädertiere, die in einem Eisstück aus 5 m Tiefe eingefroren waren, hatten ihre Lebensfähigkeit nicht eingebüßt und können mehrere Jahre gefroren bleiben, ohne zu sterben[22]). Erl. Nordenskjöld[23]) fand 22 Arten Wassermollusken aus den Gattungen *Limnaea, Planorbis, Amphipeplea, Physa, Bythinia, Valvata* und *Pisidium* im Eise eingefroren, und nach vorsichtigem Auftauen zeigte sich, daß beinahe alle Tiere lebten. Immerhin ist in Norwegen nur eine Wasserschnecke, *Limnaea peregra*, bis über den Polarkreis hinaus verbreitet[24]).

Eine auffällige Ähnlichkeit mit polaren Gewässern zeigen die Seen der skandinavischen Gebirge und die Hochgebirgsseen[25]) in Höhen von über 1500 m ü. M. Die Lebensbedingungen sind hier in vielen Beziehungen ähnlich wie in polaren und subpolaren Gewässern. Nur für mehr oder weniger kurze Zeit des Jahres sind diese Seen eisfrei: der Katrak-See in Torne Lappland (776 m ü. M.) nur für $2-2^1/_2$ Monate, die noch höher liegenden Seen des Sarekgebirges gar nur in warmen Sommern für wenige Wochen, der Partnun-See in der Schweiz für $5^1/_2$, der Lüner See für 6 Monate. Die Wassertemperatur

bleibt bei vielen auch mitten im Sommer winterlich; in vielen Seen und Teichen der Alpen wird die Oberflächentemperatur kaum höher als in der Tiefe der Seen des Voralpengebietes; ein Ansteigen der Wasserwärme über + 10° ist selten und findet sich meist nur in ganz flachen Wasserbecken. Die Mulden, denen aus nächster Nähe nur Schmelzwasser zufließen und die für die Mittagssonne nicht zugänglich sind, haben besonders ungünstige Bedingungen. Abweichend von polaren Verhältnissen ist die geringere Dauer der Beleuchtung und Sonnenbestrahlung mit ihrer lebensfördernden Wirkung. So kommt es vielleicht, daß so große Tiere wie die Euphyllopoden im mitteleuropäischen Hochgebirge im Gegensatz zum skandinavischen fehlen.

Die Lebensfülle in den Hochgebirgsseen ist sehr verschieden. Becken, die offen liegen, Pflanzenwuchs enthalten und sandig-kiesigen Untergrund haben, sind am reichsten bewohnt. In abgeschlossenen kalten Firnbecken mit grobem Geröllboden bleibt das Leben spärlich. Wenige Arten Rhizopoden, Älchen und Bärtierchen, das ist alles, was in solchen Gewässern gefunden wird. Diese widerstandsfähigsten Formen behalten auch noch den ersten Platz, wenn einige Rädertiere, Krebschen (Copepoden) und Wassermilben hinzukommen. Günstigere Bedingungen verlangen die Wasserflöhe; auch Insektenlarven, Wasserkäfer und Muscheln (*Pisidium*) treten in den lebensarmen Becken auf.

Alle diese Tiere dürfen gegen niedere Temperaturen nicht empfindlich sein. Sie sind entweder eurytherme Ubiquisten (viele Rhizopoden, Älchen, Bärtierchen, *Limnaea truncatula*) oder stenotherme Kaltwasserbewohner (*Cyclops strenuus*, *Diaptomus laciniatus*). Auch unter der winterlichen Eisdecke dauert bei einigen das Leben fort, während andere Winterruhe halten. Manche Arten tragen das Gepräge von Kümmerformen (einzelne Copepoden, *Pisidium*, *Limnaea truncatula*). Die Vermehrung findet bei ihnen im Hochsommer und Herbst statt, auch bei solchen, deren Artgenossen in den Gewässern der Ebene ihre Fortpflanzung im Winter und Frühjahr haben, wie *Hydra fusca*, *Planaria alpina* und *Cyclops strenuus*. Die Zahl der Generationen wird vermindert. Die Wasserflöhe haben meist nur eine Geschlechtsgeneration, sind monocyklisch. Aber dafür ist, in günstigen Sommern, die Fruchtbarkeit der Wasserflöhe gegenüber ihren Verwandten in der Ebene gesteigert.

Der Unterschied zwischen der Bewohnerschaft des Ufergürtels und der Tiefe, der bei den tieferen Seen der Ebene deutlich hervortritt, ist ebenso wie der Unterschied des thermischen Verhaltens dieser Biotope im Hochgebirge verwischt. Tierarten, die in den Voralpen- und Flachlandseen ausgesprochene Tiefentiere sind, können hier am Ufer leben, so die typischen Tiefenrhizopoden der Voralpenseen, wie *Difflugia mammillaris*, *Nebela vitrea*, *Cyphoderia calceolus* u. a., die merkwürdigen Strudelwürmer *Plagiostomum lemani* und *Otomesostoma auditivum* (vgl. S. 345) oder die Wassermilben *Lebertia rufipes* und *Hygrobates albinus*. Die Zusammensetzung des Planktons ist durch das ganze Gebiet der Hochalpen ziemlich eintönig. Zschokke führt nur 55 Arten von Planktontieren auf: 7 Protozoen, 16 Rädertiere,

20 Wasserflöhe, 11 Copepoden und 1 Insektenlarve. Massenhaft treten davon nur auf: *Daphne longispina* und *Cyclops strenuus* und *serrulatus*; weit verbreitet sind die Copepoden *Diaptomus bacillifer* und *D. denticornis*. Aber die pelagischen Formen finden sich auch in Ufernähe, und zahlreiche Uferformen mischen sich unter das Plankton, so aus der Reihe der Wasserflöhe z. B. *Alona* und *Ceriodaphnia*, oder die Copepoden *Cyclops albidus* und *viridis*. Die geringere Erwärmung des Uferwassers und das Fehlen eines üppigen Uferbewuchses mag mit dazu beitragen.

Wie in polaren Gewässern die Copepoden, so besitzen auch im Hochgebirge eine Anzahl Tierarten eine gesteigerte Fähigkeit, rote Farbstoffe (Carotine) zu erzeugen, so Hydra und vor allem viele Copepoden, die bei reichem Vorhandensein das Netz des Sammlers tief rot färben. Auch in der Ebene nimmt die Rotfärbung dieser Tiere mit sinkender Temperatur zu.

Wenn bei so vielen Anpassungserscheinungen die polaren Gewässer und die Hochgebirgsseen gemeinsame Züge zeigen, so ist das ohne weiteres erklärbar aus der unmittelbaren Beeinflussung der Tiere durch ähnliche Lebensverhältnisse. Einer besonderen Erklärung bedarf jedoch die Tatsache, daß die stenothermen Kaltwassertiere in den Hochgebirgsseen und den hochnordischen Gewässern vielfach artlich übereinstimmen, daß die Bevölkerung dieser Becken homolog, nicht bloß analog ist, während in den Zwischengebieten, abweichend von ihren ubiquistischen Wohngenossen, diese stenothermen Arten fehlen oder doch nur selten vorkommen, verstreut in kalten Moorteichen oder Bergseen. Dahin gehören von den Wasserflöhen z. B. *Chydorus piger* und *Alona intermedia*, von den Copepoden *Diaptomus laciniatus* und *D. bacillifer*, *Canthocamptus cuspidatus* und *C. zschokkei*, von Wassermilben z. B. *Hygrobates albinus*. Wie manche andere Bewohner der Hochgebirgsgewässer, z. B. *Planaria alpina*, sind sie als Überreste einer eiszeitlichen Schmelzwasserfauna aufzufassen, die beim Rückzug der Gletscher dann ihren Weg in die nordischen wie in die alpinen Gewässer fanden und sich hier auf weiten Gebieten allgemein erhalten haben, während sie im Zwischengebiet meist den neuen ungünstigen Bedingungen erlagen, wenn ihnen nicht irgendein Schlupfwinkel in Quellen, kalten Wasserbecken oder in der Tiefe der Seen ein mehr oder weniger kümmerliches Dasein gestattete.

Hier sei die Besprechung des Tierlebens in solchen Binnengewässern angeschlossen, die von dem Verhalten der großen Mehrzahl, der Süßwässer, durch ihre chemische oder physikalische Besonderheit stark abweichen, indem sie entweder bestimmte Stoffe organischen oder mineralischen Ursprungs in mehr oder weniger großen Mengen gelöst enthalten, wie die Humusgewässer und die Salzgewässer, oder durch hohe konstante Temperaturen vor den meisten Gewässern ausgezeichnet sind, wie die Thermen. Die Tierwelt der durch Lichtmangel gekennzeichneten Höhlengewässer soll gemeinsam mit der übrigen Höhlentierwelt besprochen werden.

a) Humusgewässer[26]).

In niederschlagreichen, nährstoffarmen Gebieten kalkarmer Urgebirge haben sich an muldenförmig vertieften Stellen Torfmoore gebildet, deren Bodendecke sich in der Hauptsache aus den kalkfeindlichen Torfmoosen (Sphagnaceen) zusammensetzt. Ebenso bilden sich solche Moore auf undurchlässigem Lehmgrund, als letzte Stufe der Verlandung von Teichen. Das Wasser, das diese Moosmassen und ihre Reste durchtränkt, ist reich an Humusstoffen, deren antiseptische Eigenschaften die Verwesung hindern. So decken denn die nicht durch Bakterien zersetzten abgestorbenen Pflanzenteile den Untergrund; auf ihnen wachsen immer neue Generationen von Torfmoosen, so daß schließlich dicke Schichten unverwester, mehr und mehr ausgelaugter Pflanzenreste sich anhäufen, der Torf, dessen Lage 20 m und mehr dick sein kann. Im Beginn der Vertorfung bildet sich ein Flachmoor, das mit dem nährstoffspendenden mineralischen Untergrund noch Beziehung hat; mehr und mehr geht dieses, unter Verdickung der Torfschicht, durch die Stufe des Zwischenmoors in ein Hochmoor über, bei dem die Verbindung mit dem Untergrund durch die gewaltigen Torfschichten völlig unterbrochen und die Herrschaft der Sphagnaceen ganz allgemein geworden ist.

In solchen Torfmooren bilden sich auf verschiedene Weise Wasseransammlungen. Torfteiche bleiben teils als letzte Reste eines verlandeten Sees, teils infolge tieferer Einsenkung einzelner Stellen im Torfmoor bestehen, meist flache Wannen, rings vom Moor umgeben; zum Teil sind es sehr kleine Tümpel. Oder es fließen die humusstoffhaltigen Gewässer aus dem Moore in tiefere Senken ab, wie bei manchen Gebirgsseen (schottische Lochs, Teufelssee im Böhmerwald). Wo der Torf vom Menschen zu Heizzwecken gewonnen wird, sammelt sich in den Torfstichen und -gräben Wasser an. Schließlich sind auch die Rasen des Torfmooses mit Wasser getränkt und geben einer ärmlichen Tierwelt kärgliche Behausung. Auch die aus solchen humusstoffreichen Gebieten sich ergänzenden fließenden Gewässer enthalten Wasser von ähnlicher Beschaffenheit, wie manche Gebirgsbäche und die aus gewaltigen Waldgebieten entströmenden Schwarzwasserflüsse der Tropen (zahlreiche Rio Negro in Südamerika).

Das Wasser der Torfmoore zeichnet sich aus durch seine Armut an Nährsalzen. Es wird vielfach nur durch die Niederschläge geliefert und ist vom mineralischen Untergrund mehr oder weniger wirksam abgeschlossen. Je nach der Stufe der Vertorfung nimmt diese Nährsalzarmut zu. Enthält doch der Flachmoortorf noch 0,25 % P_2O_5 und 4 % CaO, der Zwischenmoortorf 0,2 % bzw. 1 %, der Hochmoortorf nur 0,1 bzw. 0,5 %[27]). In 1 l Wasser des Teufelssees (Böhmerwald), der in quarzreicher Umgebung zwischen Torfmooren liegt, ist 0,97 mg Kalk enthalten; der Gesamtrückstand von 1 l Wasser ist 18 mg, wovon ein Drittel auf organische Stoffe kommt[28]).

Gekennzeichnet aber ist das Wasser der Torfmoore durch seinen Gehalt an Humusstoffen. Diese bestehen aus unveränderten Kolloiden

der ursprünglichen Pflanzensubstanz, vermischt mit kohlenstoffreichen Zersetzungsprodukten. Die im Wasser gelösten Humusstoffe verleihen diesem je nach ihrer Menge die gelbe bis braune Farbe, wie sie allen Moorgewässern eigen ist. In Flachmooren wird ein Teil der Humussäuren durch Kalk gebunden; in den Hochmooren sind sie in reicher Menge vorhanden. In der Tiefe der Moorgewässer sammelt sich Torfschlamm; die in ihm sich abspielenden Reduktionsprozesse verzehren den Sauerstoff des Tiefenwassers.

Diese Besonderheiten des Moorwassers sind bedingend für die Lebewelt solcher Gewässer. Infolge der Armut des Wassers an Nährsalzen und der Unerreichbarkeit des mineralischen Untergrunds sind die Moore arm an höheren Pflanzen, und diese Armut steigert sich von den Flachmooren zu den Hochmooren. Auch das pflanzliche Plankton ist im allgemeinen spärlich, ja es kann fast ganz fehlen. Damit entfällt eine reiche Nahrungsquelle für die Tierwelt. Immerhin liefert der oft reichliche, aus den vertorften Pflanzenmassen stammende Detritus Nahrung für zahlreiche Kleintiere, so daß das tierische Plankton ziemlich reich sein kann. Die Anwesenheit der Humusstoffe aber und der Mangel an Kalk bewirken eine Auslese aus der tierischen Bewohnerschaft. Daher ist im allgemeinen die Moorfauna artenarm, jedoch bisweilen die Stückzahl groß. Thienemann reiht in seiner Seeneinteilung Seen solcher Art als dystrophen Typ dem oligotrophen und eutrophen Typ an (vgl. S. 354).

Im einzelnen sei über die Tierwelt der Humusgewässer folgendes gesagt. Protozoen leiden wenig unter den lebensfeindlichen Eigenheiten der Torfgewässer; besonders Rhizopoden kommen in zahlreichen Arten dort vor. Ebenso scheinen Rädertiere ziemlich gleichgültig zu sein gegen Humusstoffe; von 186 Rädertierarten Galiziens finden sich 114 auch in Humusgewässern[29]). Dagegen fehlen Planarien in Torfteichen und in den von Moorwasser gespeisten Bächen der Gebirge[30]), und ebenso Egel. Wassermilben scheinen das Moorwasser meist zu meiden; nur wenige Arten kommen darin vor. Fische fehlen meist. Ihre Widerstandsfähigkeit gegen Humusstoffe ist jedoch verschieden; am größten ist sie bei Stichling, Schlammpeitzger, Moderlieschen, Bitterling und Schleie (*Gasterosteus, Misgurnus, Leucaspius, Rhodeus, Tinca*), mittelgroß ist sie bei der Karausche (*Carassius*) und harten Karpfenschlägen, am geringsten bei Hecht und Forelle (*Esox, Trutta*). Mit dem Fehlen der Fische fehlen auch die größeren Muscheln, die Najaden (Unio, Anodonta), deren Brut auf das Schmarotzerleben an Fischen angewiesen ist.

Für die Entwicklung der Mollusken ist die Kalkarmut der Moorgewässer sehr hinderlich. Vielfach fehlen sie ganz (z. B. im Blindensee, Schwarzwald[31]); anderorts finden sich Kümmerformen einiger *Limnaea*- und *Planorbis*-Arten; größere Arten fehlen. Die Perlmuschel (*Unio margaritifer*) fehlt in den Urgebirgsbächen, wenn nur geringe Zuflüsse aus Mooren einmünden. Am unempfindlichsten sind die Erbsenmuscheln (*Pisidium*), die im Bodenschlamm vorkommen, etwas weniger *Sphaerium*. In den Mooren der Ebene, die durch Verlandung von Teichen

entstanden sind, findet sich nicht selten unter den Torflagen eine Conchylienschicht, ein Zeichen dafür, daß früher dort ein reicheres Schnecken- und Muschelleben herrschte.

Dagegen ist die Kalkarmut des Moorwassers förderlich für den eigentümlichen pelagischen Wasserfloh *Holopedium gibberum* (Abb. 79); dies Tier scheint sich nur in kalkarmen Gewässern wohlzufühlen und kommt zunächst in Seen und Teichen der Urgebirge (Skandinavien, Vogesen, Schwarzwald, Böhmerwald, Zentralalpen, Island, Rocky Mountains), nicht aber im Jura und in den Kalkalpen vor. In Humusgewässern ist es häufig gefunden, so im Schwarzwald (Nonnenmattweiher, Schluchsee, Titisee), in Moorteichen der Oberlausitz oder im Teufelssee (Böhmerwald). Ihm beigesellt finden sich häufig die koloniebildenden festsitzenden Rädertiere der Gattung *Conochilus*.

Das tierische Plankton der Moorteiche ist, im Gegensatz zum pflanzlichen Plankton und zur Tiefenfauna, zuweilen reich; es ernährt sich von dem reichlichen, dem Torfmoor entstammenden Detritus, der in Gestalt von kolloiden Pflanzenstoffen das Wasser erfüllt. Copepoden, Wasserflöhe, Rädertiere können in Menge vorhanden sein. Überall aber findet sich im Plankton die widerstandsfähige Larve der Mücke *Corethra* (vgl. S. 355), die sich in größeren Wasserbecken tagsüber im tiefen Wasser hält, aber auch in kleinen Gräben und Tümpeln nicht vermißt wird.

Die Lebensfeindlichkeit der Humusstoffe äußert sich in eigentümlicher Weise in den Schwarzwasserflüssen des Amazonasgebiets, dem Coary, Teffe, Juruá und einigen anderen: die Moskitolarven scheinen hier nicht zu gedeihen, und so sind Städte wie Coary und Ega willkommene Zufluchtsorte für den Reisenden am oberen Amazonenstrom, da er hier von der sonst allgemeinen Moskitoplage verschont bleibt[32]).

Tierarm, zuweilen sogar unbelebt, ist die Tiefe der Moorgewässer, wegen des dort herrschenden O_2-Mangels. In den schottischen Lochs sind es vorwiegend Tendipedidenlarven, die die Tiefe bewohnen; dazu kommen wenige Schlammwürmer (*Tubifex*), Muschelkrebse und Erbsenmuscheln (*Pisidium*)[33]); selten kommen mehr als 10—20 Stücke auf 1 m^2. Auffällig ist das wechselnde Verhalten der Muschelkrebse; während sie im Blindensee (Schwarzwald) fehlen und im Jungholzer Moor sehr spärlich sind, kommen sie in Schweizer Hochmooren und in denen des Sarekgebirges (Norwegen) massenhaft vor.

Von besonderer Wichtigkeit ist die Thermik mancher Moorgewässer. Durch die Moospolster wird der Temperaturwechsel des darin gespeicherten Wassers sehr eingeschränkt; die tägliche und jährliche Temperaturschwankung ist vermindert; die minimalen und maximalen Temperaturen dringen nur langsam bis zu den tieferen Schichten vor. So sind die Moorquellen im Winter oft höher temperiert als im Sommer. Daher kommt es, daß manche Moorgewässer Sammelpunkte sind für stenotherme Kaltwassertiere, die sich neben eurythermen Ubiquisten dort halten können. Sie werden, wegen ihres oft gleich-

zeitigen Vorkommens in nordskandinavischen und alpinen Gewässern, ihrer Herkunft nach als Eiszeitreste angesprochen. O. Herr[34]) zählt aus den Moorteichen der Oberlausitz unter anderen als solche auf: die Copepoden *Canthocamptus gracilis, rubellus, arcticus* und den Wasserfloh *Acantholeberis curvirostris*. Auch manche Libellenlarven (von *Agrion hastulatum, Aeschna juncea, Somatochlora alpestris, Leucorhinia dubia*) zählen hierher[35]).

b) Salzgewässer[36]).

Stärker salzhaltige Gewässer können ihren Salzgehalt auf verschiedene Weise erhalten. Einmal bringen Quellen aus tieferen Erdschichten Wasser mit höherem Salzgehalt herauf und führen dieses entweder größeren Flüssen zu, wo der Salzgehalt durch Verdünnung sehr herabgesetzt wird, oder bringen es in abflußlose Sümpfe, Teiche oder Seen, in denen sich dann durch Verdunstung die Konzentration der Salzlösung steigert, wie das der Mensch künstlich bei Solquellen durch die Gradierwerke befördert. Das ist der Ursprung der zahlreichen Salzseen in den Steppen, der Salzsümpfe Lothringens, des Toten Meeres, des Großen Salzsees in Utah und vieler anderer. Der andere Weg ist, daß vom Meere durch schmale Dämme Salzseen abgetrennt sind, die ihr Salzwasser aus dem Meere erhalten, wie die Salzlimane von Odessa, oder die Salzseen nahe der Rhonemündung. Auch hier legt der Mensch künstliche Salzteiche an, in denen er zur Kochsalzgewinnung die Konzentration der Salzlösung steigert, indem er die Verdunstung des Wassers befördert. Nach dem Ursprung ihres Salzgehalts gehören hierher auch die Spritztümpel an Felsküsten, die beckenartige Vertiefungen der Uferfelsen ausfüllen und bei bewegtem Meere mit Salzwasser versorgt werden.

Das Tierleben in diesen Salzgewässern ist verschieden, je nach ihrem Ursprung. Die im Binnenlande von Salzquellen gespeisten Gewässer enthalten eine Tierwelt, deren Verwandtschaft sich im Süßwasser findet; Meerestiere sind aus solchen nicht mit Sicherheit bekannt, wenn auch Daday für die Siebenbürgener Kochsalztümpel „merkwürdige Anklänge an die Meeresfauna" findet. In den Salzteichen marinen Ursprungs dagegen stammt ein großer Teil der Bewohnerschaft aus dem Meere (vgl. S. 20); aber zu diesen gesellt sich eine Anzahl ursprünglicher Süßwasserbewohner, wie Strudelwürmer (Turbellarien) und vor allem Insekten.

Der Salzgehalt in solchen Gewässern ist sehr verschieden. So wird für den Aralsee 10,9‰, für den Kaspisee 13, für die Solteiche von Salzburg (Siebenbürgen) 88 bzw. 203‰, für den Großen Salzsee (Utah) 222,4‰, für das Tote Meer 231,3‰ und für den Güsgundag (Ararat) sogar 368‰ angegeben. Meist aber ist auch im gleichen Becken der Salzgehalt wechselnd, nach der Witterung, nach den Jahreszeiten oder selbst in größeren Perioden. Für die Spritztümpel der Felsküste bringt ruhiges Wetter eine Erhöhung der Konzentration, Sturm und Regen eine Aussüßung mit sich. In den Salzseen der Steppe bewirkt die Regenzeit Herabsetzung, die Trockenheit Steigerung

des Salzgehalts. Der Spiegel des Aralsees ist seit 1880 beständig gestiegen, und dabei ist sein Salzgehalt von 12 auf 10,7‰ gesunken. Solche Schwankungen können auch einen Einfluß auf die Zusammensetzung der Tierwelt haben. Im Urmiasee (Nordpersien) leben zur Zeit gesteigerten Salzgehalts (222,4‰) nur wenige kleine Krebschen, während er in feuchten Perioden reichlich von Fischen belebt ist, die dann aus seinen zahlreichen Zuflüssen in ihn einwandern.

Die Einwirkung von salzreichem Wasser auf die Tiere hängt einerseits von der Menge gelöster Salze ab, andererseits auch von deren Beschaffenheit. Es gelingt, Daphnien an Meerwasser zu gewöhnen, das 10,8‰ Salz enthält; dabei ist Kochsalz mit 8‰ vertreten. Dagegen vertragen in reiner Kochsalzlösung die Daphnien nur eine Konzentration von 4‰. Die Mischung mit anderen Salzen wirkt also entgiftend auf das Kochsalz, und in derart ausgeglichenen Salzlösungen vermag ein Tier demnach eine höhere Gesamtkonzentration auszuhalten als in Lösungen nur eines Salzes, die als einseitige bezeichnet werden mögen. Einseitige Versalzung läßt also nur eine einseitige Fauna aufkommen, während bei ausgeglichenen Salzen die Fauna bis mindestens zu 2—3‰ bunt zusammengesetzt bleibt[37]). Bei höheren Konzentrationen aber ist die Zahl der Tierarten, die in Salzgewässern aushalten, um so spärlicher, je höher der Salzgehalt ist.

Man unterscheidet unter den Bewohnern der Salzgewässer verschiedene Gruppen. Solche, die im Süßwasser weit verbreitet sind und nur gelegentlich auch im Salzwasser gefunden werden und dann meist in geringer Stückzahl und ohne jede Regelmäßigkeit, werden als Salzgäste, Haloxene, bezeichnet. Solche, die sich mit großer Regelmäßigkeit auch in Gewässern mit höherem Salzgehalt finden, daneben aber auch im Süßwasser vorkommen, heißen Salzfreunde, Halophile; das sind im allgemeinen euryöke, weitverbreitete, oft kosmopolitisch vorkommende Tiere. Solche endlich, die auf Salzwasser von höherem Salzgehalt beschränkt sind, heißen Salztiere, Halobien; sie sind mehr oder weniger stenohalin, während die Halophilen euryhalin sind. Kennzeichnend für die beiden letzteren ist ihre weite Verbreitung und die Massenhaftigkeit, mit der sie an geeigneten Stellen auftreten; die Ausschaltung von Feinden und Wettbewerbern ist für ihr Gedeihen sehr förderlich.

Schon ein vergleichsweise geringer Gehalt an Salzen in einem Gewässer macht sich deutlich durch Verminderung der Tierbevölkerung bemerkbar. Im Dortmund-Ems-Kanal[38]) mit einem Salzgehalt, der zwischen 0,3 und 2,1‰ schwankt, ist die Planktonmenge stark herabgesetzt gegenüber einem normalen Flüßchen der Ebene (380 Lebewesen gegenüber 6800 in der gleichen Wassermenge). Von den Mansfelder Seen hat der Süße See mit 3‰ Salzgehalt gegenüber dem (einstigen) Salzigen See mit 1,5‰ eine wesentlich ärmere Lebewelt: 30 gegen 45 Diatomeenarten, 15 gegen 25 Arten Krebstierchen, 7 gegen 20 Arten Mollusken[39]). Die Tiere sind reine Süßwassertiere, bis auf den Brackwasser bewohnenden Hydropolypen *Cordylophora lacustris*. Aber noch bei 25‰ Salzgehalt findet sich eine sehr mannigfaltige Tierwelt, in der

die Haloxenen bei weitem überwiegen. Je höher der Salzgehalt und je beträchtlicher zugleich die Schwankungen werden, um so mehr verschwinden die Haloxenen; bei 100 ‰ Salzgehalt fehlen die haloxenen Arten ganz, und es sind nur noch halophile und halobie Arten vorhanden. Bei mehr als 100 ‰ Salzgehalt verschwinden mehr und mehr auch die Halophilen, und es kommen fast nur noch echte Salztiere vor, außer dem Salzkrebschen *Artemia* (Abb. 106) besonders Dipterenlarven, vorwiegend von der Fliegengattung *Ephydra* (Abb. 107). Bei einer Konzentration von 120—160 ‰ ist die Tierwelt sehr artenarm, doch die Stückzahl der Artemien und Ephydralarven ist nicht beeinträchtigt. Diese sind oft in unendlichen Massen da: Myriaden von Artemien färben das Wasser rot, und die Menge der Ephydren ist an den Californischen Salzsümpfen so groß, daß man auf eine Entfernung von mehreren Kilometern einen schwarzen Gürtel sehen kann, der bis zu einer Breite von 5 m am Ufer hinläuft und dessen Farbe allein durch ungeheure Massen von Fliegen bewirkt wird. Bei 200 ‰ nimmt die Zahl auch dieser Bewohner ab; nur noch wenige *Ephydra*-Larven und einzelne Artemien finden sich. Bei einem Gehalt von 220 ‰ Salz ist alles Leben vernichtet. So ist es beim Toten Meer mit über 231 ‰ Salzgehalt; die aus den mineralreichen Quellen der Nachbarschaft in den See hineingelangenden kleinen Fischchen (*Cyprinodon*) und Schnecken (*Melanopsis*, *Neritina*) sterben dort schnell ab[40]. Ebenso soll der Große Salzsee (Utah) ganz ohne Leben sein. Allerdings will Suworow[41]) in dem Salzsee Bulack nahe dem Kaspisee Lebewesen noch bei 285 ‰ Salzgehalt nachgewiesen haben, neben *Monas dunalii* noch *Chironomus*-larven und je eine Art Borstenwürmer, Copepoden und Rädertiere.



Abb. 106. Salzkrebschen *(Artemia salina)*. Vergr. 5½ fach.
Aus A. Brauer, Süßwasserfauna Deutschlands.



Abb. 107. Salzfliege *(Ephydra macellaria)*. a) Larve, b) Puppe, c) Imago. Vergr. 6 fach. Nach A. Steuer.

Ganz fehlen in Salzgewässern von höherer Konzentration die Coelenteraten, Schwämme, Planarien, Egel, Moostierchen und von den Krebstieren die Wasserflöhe. Von Insektenlarven vermißt man die der Eintagsfliegen und Uferfliegen (Ephemeriden und Perliden), meist auch die der Köcherfliegen (Trichopteren). Von Mollusken der gemäßigten Breiten kommt nur *Limnaea ovata* bei niederem Salzgehalt

vor. Ganz fehlen die Amphibien; nur in schwachgesalzenen Oasentümpeln der ostalgerischen Sahara wurden der Seefrosch (*Rana ridibunda*) und die Wechselkröte (*Bufo viridis*) gefunden[42]. Von Fischen ist hauptsächlich der Stichling (*Gasterosteus aculeatus*) unempfindlich gegen geringeren Salzgehalt und kann noch bis zu 60—70‰ Salz ertragen.

Unter den Tieren, die auch in höheren Konzentrationen des Salzwassers ausdauern, stehen die Protozoen an erster Stelle. In den Salzlimanen von Odessa sind sie den Metazoen an Artenzahl 7—10mal überlegen[43]; auch in den Lothringer Salzsümpfen überwiegen sie (39 Arten)[44]. Rädertiere sind nicht selten. Von Krebstieren ist *Artemia salina* ein weltweit verbreiteter Salzwasserbewohner, der meist in großen Massen vorkommt, so daß er das Wasser rot färbt. Bei all diesen Formen sind Dauerzustände vorhanden, die bei Konzentrationssteigerungen, die dem Eintrocknen vorangehen, nicht vernichtet werden: bei den Protozoen Cysten, bei Rädertieren und *Artemia* hartschalige Dauereier. Das ist ein wesentlicher Punkt in ihrer Anpassung an ihren Wohnplatz. Die Dauereier von *Artemia* sind, wie die anderer Euphyllopoden, sehr widerstandsfähig; trocken aufbewahrt, können sie noch nach 8 Jahren zur Entwicklung gebracht werden[45]. *Artemia* ist überaus wechselnd in ihrer Erscheinung; jede Örtlichkeit hat ihre eigene Form, die durch Farbe, Größe, Borstenbesatz des Hinterendes u. a. gekennzeichnet ist. Ein großer Teil dieser Abänderungen geschieht unter dem Einfluß des Salzgehalts, wie es zuerst Schmankewitsch genauer beschrieben und nach ihm eine Anzahl neuerer Untersucher nachgeprüft hat[46]. Da im Freien der Salzgehalt beständig wechselt, lassen sich einwandfreie Ergebnisse nur durch Zuchtversuche in Wasser von gleichbleibender Konzentration erzielen (Gajewski). Mit zunehmendem Salzgehalt werden die Tiere kleiner, die Länge des schmäleren hinteren Abdominalabschnittes („Postabdomen“) im Verhältnis zum vorderen Abschnitt („Abdomen“) nimmt zu, die Schwanzgabel (Furca) wird kürzer und ihr Härchenbesatz wird spärlicher (Abb. 108); das zeigt die folgende Tabelle:

Salzgehalt nach Baumé .	$4^1/_2{}^0$	7^0	12^0	18^0	22^0
Mittlere Gesamtlänge . .	15,5	13	10,6	9,6	8 mm
Postabdomen : Abdomen .	9,2 : 10	10,2 : 10	11,7 : 10	13 : 10	14,1 : 10
Länge der Furca . . .	$^1/_2$ von Sgt. VIII	$^2/_5$ von VIII	$^1/_8$ von VIII	0,15 mm	winzig
Zahl der Furcalborsten .	25	12—15	6—10	3—4	1—2

Auch das Vorkommen der Männchen wechselt mit den Örtlichkeiten; an manchen Plätzen finden sich nur Weibchen, an anderen beide Geschlechter. In Deutschland wurde Artemia bisher nur 1851 in der Greifswalder Saline und neuerdings bei dem Dorfe Heringen nahe der Werra gefunden[47]. Ziemlich widerstandsfähig gegen die Schwankungen der Salzkonzentration ist auch ein Copepode, *Diaptomus salinus*, der nur ausnahmsweise im Süßwasser vorkommt; man findet ihn z. B. im Salzigen See (Mansfeld) und im Aralsee.

Die zahlreichsten Salztiere stellen unter den Metazoen die Insekten und Insektenlarven. Schwimmkäfer (Hydrophiliden) und ihre Larven

kommen in einer Reihe von Gattungen und Arten als Salzwassertiere vor, z. B. *Ochthebius, Philydrus* u. a. Vor allem aber ist die Widerstandsfähigkeit mancher Fliegenlarven erstaunlich groß; Larven von *Culex, Stratiomys, Trichocladius halophilus* (bis 60 ‰) und vor allem von verschiedenen *Ephydra*-Arten sind häufig in Salzgewässern. Der dichte, undurchlässige Chitinpanzer dieser Insektenlarven scheint ihnen einen wirksamen Schutz gegen osmotische Schädigungen im Salzwasser zu bieten. Die Larven von *Ephydra* werden durch 160 ‰ Salzgehalt nicht beeinträchtigt, manche Stücke halten selbst 200 ‰ aus. Versuche an solchen Larven zeigten, daß sie auch gegen andere, sonst schnell wirkende Tötungsmittel eine überraschende Zähigkeit besitzen; in

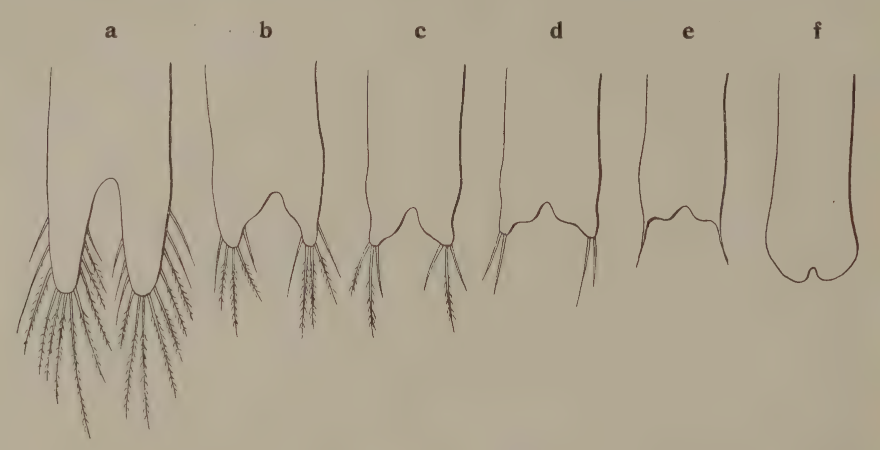


Abb. 108. *Artemia salina* aus Salzlimanen bei Odessa: Ende des Hinterleibs (Schwanzgabel) bei einem Salzgehalt von a) 8°, b) 14°, c) u. d) 18°, e) 23,5°, f) 25° Baumé. Nach W. J. Schmankewitsch.

40 % Formaldehyd hielten sie 9 Minuten, in 4 % 21 Minuten aus; in absolutem Alkohol lebten sie 29 Minuten, in 75 % Alkohol 74 Minuten, in 50 % 112 Minuten, in 25 % 163 Minuten[48]).

c) **Thermalgewässer** [49]).

Wie erhöhter Salzgehalt, so bildet auch gesteigerte Temperatur eines Gewässers ein Hindernis für das Gedeihen des Tierlebens. Während Algen noch in Wasser von 80° C gedeihen können, ist die Höchstgrenze für Protozoen auf 55°, die für Metazoen auf etwa 45° anzusetzen. Von Protozoen finden sich in heißen Wasserbecken hauptsächlich beschalte Amoeben (*Centropyxis aculeata, Difflugia, Trinema, Quadrula*) und Wimperinfusorien (z. B. *Cyclidium glaucoma*). Metazoen, die eine so hohe Wasserwärme aushalten können, gibt es nur sehr wenige. Am zahlreichsten sind in sehr warmem Wasser die Rädertiere, von denen *Philodina roseola* die größte Widerstandsfähigkeit zeigt. Auch eine Anzahl Molluskenarten vermag in stark erwärmtem Wasser auszuhalten; *Limnaea peregra*, eine sehr euryöke Form, kommt in Thermen der Pyrenäen bis zu Temperaturen von 45° C vor; auch

Paludestrina aponensis in den Thermen von Abbano in den Euganeischen Hügeln (Norditalien) erreicht 45°, hat aber ihre Gedeihzone bei 32—36°. Daß *Melanopsis*-Arten, die sonst auf wärmere Gebiete (Spanien, Nordafrika) beschränkt sind, in ungarischen und italienischen Thermen eine Zuflucht gefunden haben, wurde S. 366 erwähnt. In einer Anzahl italienischer Thermalquellen ist der kleine Borstenwurm *Aeolosoma quaternarium* (bis 40°) gefunden worden. Auch einzelne Krebstierchen, z. B. die Garnele *Palaemonetes varians* in Zwergform in Abbano, sowie einige Muschelkrebse kommen in Thermalgewässern vor. Verhältnismäßig am reichlichsten aber sind Schwimmkäfer vertreten, von denen in den Thermen von Valdieri und Vinadio (Seealpen, Piemont) acht Arten, zum Teil in sehr großer Stückzahl vorkommen. Es fällt auf, daß sich die Bevölkerung der Thermalgewässer im allgemeinen aus denselben Verwandtschaftskreisen zusammensetzt wie die der Salzgewässer.

Literatur.

1) R. Issel, Int. Rev. Hydrob. 1, S. 33. — **2)** E. v. Martens in *Weber, Ergebnisse 4, S. 298f. — **3)** Cooke in *Cambridge N. H., Molluscs, S. 305. — **4)** *Weber, Ergebnisse 2, S. 528—543. — **5)** Report R. Fisheries Inquiry Commission 1880, Sydney 1880, S. 35—36. *Koningsberger, Java, S. 380ff. Boulenger in Nature 72, S. 419. Eigenmann, Proc. U. S. Nat. Mus. 14, S. 7, 1891. — **6)** AfNatg. 23^{I}, 1873. — **7)** *Mat. z. Natg. Insel Celebes 1, S. 99f. — **8)** F. Schubotz, S. B. Ges. natf. Fr. 1909, S. 396. — **9)** Proc. Zool. Soc. 1906, S. 777, 206, 218. — **10)** *Weber, Ergeb. 2, S. 528ff. — **11)** *Koningsberger, Java, S. 400. — **12)** A. Krämer, ZAnz. 20, S. 135. — **13)** V. Brehm, Int. Rev. Hydrob. 10, S. 164. — **14)** R. Moniez, Revue biol. Nord France 3, Nr. 9, 1891. V. Vávra in *Dt.-Ostafrika 4, Süßw.-Ostracoden, S. 4. — **15)** L. S. Berg, ZJb. Syst. 32. — **16)** E. A. Preble in *North Amer. Fauna, Nr. 27, S. 502—515. — **17)** *Jordan a. Evermann, Fishes 1, S. 621. — **18)** O. Olofsson, Zool. Bidrag Uppsala 6. — **19)** C. H. Ostenfeld a. C. Wesenberg-Lund, Proc. Roy. Soc. Edinburgh 25^{2}. — **20)** S. Ekman, ZJb. Syst. 21, S. 104. — **21)** K. M. Levander, Acta Soc. Fauna Flora Fenn. 18, Nr. 6. — **22)** Revue scientif. 48^{1}, S. 271. — **23)** Ofv. Vet. Ak. Förh. 1897, Nr. 2. — **24)** G. O. Sars, Moll. reg. arct. Norvegiae. Christiania 1878. — **25)** *Zschokke, Hochgebirgsseen. — **26)** G. Schlenker, Jahresh. Ver. vaterl. Natkde. Württemberg 64, 2. Beilage. O. Kleiber, A. f. Natg. 1911, 1. Bd., 3. Suppl. C. Wesenberg-Lund, Proc. R. Soc. Edinburgh 25^{1}, S. 401—448. E. Scheffelt, A. f. Hydrobiol. 4, S. 91—164. — **27)** E. Ramann, Bodenkunde, 3. Aufl. Berlin 1911. — **28)** A. Frič u. V. Vávra, A. f. Landesdurchf. Böhmens 10, Nr. 3, 1897. — **29)** L. Kozar, Zool. Anz. 44, S. 413—425. — **30)** W. Voigt, Verh. naturhist. Ver. Rheinlande 62, S. 195. N. v. Hofsten, Ark. f. Zoologi 4, Nr. 7. — **31)** Schlenker, vgl. oben 26), S. 97. — **32)** *Wallace, Amazon River, S. 325. — **33)** D. J. Scourfield, Int. Rev. Hydrob. 1, S. 177—192. — **34)** Phyllopodenfauna der preuß. Oberlausitz. Diss. Basel 1917. — **35)** A. Portmann, Odonaten der Umgebung v. Basel. Diss. Basel 1921, S. 19f. — **36)** R. Florentin, Ann. Sc. Nat. (Zool.) (8) 10, S. 209—349. R. Schmidt, Salzwasserfauna Westfalens. Diss. Münster 1913. A. Thienemann, Verh. D. Z. Ges. 23,

1913, S. 56—68. E. Hirsch, A. f. Hydrobiol. 10, S. 273—286. — **37)** E. Hirsch, vgl. oben 36), S. 279. — **38)** R. Schmidt, vgl. oben 36), S. 60. — **39)** O. Zacharias, Z. f. wiss. Zool. 46, S. 217—232. — **40)** Th. Barrois, Rev. biol. Nord France 3, S. 44ff. — **41)** Zool. Anz. 32, S. 674ff. — **42)** F. Werner, ZJb., Syst. 27, S. 640. — **43)** P. Butschinsky, Zool. Anz. 23, S. 495—497. — **44)** R. Florentin, vgl. oben 36), S. 269. — **45)** F. C. Noll, Zool. Garten 30, S. 282f. — **46)** W. J. Schmankewitsch, Z. f. wiss. Zool. 25, S. 103—116 u. 29, S. 429—494. M. Samter u. R. Heymons, Abh. Ak. Wiss. Berlin 1902, 62 S. A. Steuer, Verh. zool.-bot. Ges. Wien 53, S. 145—150. N. Gajewski, Int. Rev. Hydrob. 10, S. 139—159 u. 299—309. — **47)** W. Zenker, A. f. Natg. 20, S. 111, Anm. H. H. Wundsch, Zool. Anz. 43, S. 328. — **48)** R. Schmidt, vgl. oben 36), S. 61f. — **49)** R. Issel, Int. Rev. Hydrob. 1, S. 29—36.

D. Die Verbreitung der Lufttiere.

XX. Die ökologischen Faktoren des Luftraums in ihrer Wirkung auf die Tiere.

Die Besonderheiten der Lufttiere im Gegensatz zu den Wassertieren sind in erster Linie von den Lebensbedingungen im Luftozean abhängig, von dem chemischen und physikalischen Verhalten der Luft. Im allgemeinen wurde schon oben (S. 37 ff.) untersucht, wie diese Bedingungen für die Auswahl der Tiergruppen, die außerhalb des Wassers leben, entscheidend sind, und welche Einflüsse sie in der Hauptsache ausüben. Hier müssen einige Hauptfragen noch genauer verfolgt werden.

Örtliche Verschiedenheiten in der chemischen Beschaffenheit der Luft fehlen fast ganz, soweit sie nicht durch die Tätigkeit des Menschen (Industrie) veranlaßt werden. Wie das fast vollständige Fehlen durchgreifender Schranken im Weltmeer eine beständige Durchmischung des Meerwassers ermöglicht und damit die Einheitlichkeit seines Chemismus herbeiführt, im Gegensatz zu der Mannigfaltigkeit des Chemismus der so vielfach gesonderten Binnengewässer, so wird in noch höherem Maße im Luftozean eine schnelle und gründliche Durchmischung der so viel leichter beweglichen Luft stattfinden bei Abwesenheit aller Hindernisse. Daher ist nur an ganz vereinzelten Stellen die Luft durch Beimischung besonderer Gase, wie SO_2, H_2S, CO_2 oder dergleichen, für Tiere ungeeignet, wie an Vulkankratern und Fumarolen (vgl. S. 15).

Durch die Tätigkeit des Menschen aber kommt es in den großen Industriezentren zu reichlicher Entwicklung von Rauch- und Verbrennungsgasen, die zum Teil schwerer sind als die Luft und sich daher nicht so leicht zur Unschädlichkeit verteilen Es ist nun neuerdings die Beobachtung gemacht worden, daß schon seit 70 Jahren in England, seit etwa 30 Jahren auch in Nordwestdeutschland und in Oberschlesien in den Industriegebieten das Auftreten melanistischer Schmetterlinge zunimmt. Aus Mittelengland werden 18 Arten aufgeführt, für die das zutrifft. Eines der bekanntesten Beispiele, die schwarze Abart des Birkenspanners (*Amphidasys betularia ab. doubledayaria*) findet sich jetzt auch in Nordwestdeutschland und Oberschlesien häufiger. An der Nordostgrenze von Hamburg ist eine melanistische Umbildung des Spinners *Cymatophora or, ab. albigensis* erst neuerdings aufgetreten; die Form hat sich in allen Fällen als erblich erwiesen. Die Orte, wo diese Melanismen entstanden sind, legten den Gedanken nahe, daß die

chemischen Stoffe, die in diesen Industriegebieten seit einer Reihe von Jahren so reichlich der Luft beigemischt werden, die unmittelbare Ursache der Verfärbung seien. Doch ist diese Annahme nicht einfach zu bejahen. Sonst sind vorwiegend der Norden und das Hochgebirge, Moore und Meeresküsten die Heimat von melanistischen Schmetterlingen. Das Gemeinsame solcher Örtlichkeiten ist feuchtigkeitsreiche, neblige Luft. Die großen Kohlenstaubmengen aber, die in Industriegegenden mit dem Rauch in die Luft gelangen, fördern zweifellos die Nebelbildung. So könnte die letzte Ursache der Verfärbung auch hier im Nebel und somit nur mittelbar in der Raucherzeugung zu suchen sein. Das letzte Wort ist hier also noch nicht gesprochen[1]).

Die physikalischen Verschiedenheiten im Luftozean finden ihren Gesamtausdruck im Klima: dem Verhalten von Luftfeuchtigkeit, Temperatur, Druck und Bewegung der Luft nach ihrem periodischen und unperiodischen Wechsel im Ablauf des Jahres. Da Temperaturschwankungen und Bewegungen in der Luft viel stärker ausgesprochen sind als im Wasser, der Feuchtigkeitsgehalt außerdem als neues abänderungsfähiges Moment hinzukommt, so sind die zeitlichen und örtlichen Verschiedenheiten im physikalischen Verhalten in der Luft viel größer als im Wasser, besonders im Meere, und demgemäß die Bedingungskomplexe, unter denen die Lufttiere leben, viel mannigfaltiger.

Die Luftfeuchtigkeit wird durch Verdunstung geliefert, deren Betrag von der Größe der Wasserflächen abhängt, besonders aber bei Regenfall sehr bedeutend ist. Nähe von Wasserbecken und Flüssen und Nähe von Gebirgen, die eine Kondensation des Wolkendunstes zu Regen bewirken, fördern daher die Luftfeuchtigkeit. Seewinde bringen feuchte Luft, kontinentale Winde dagegen trockene. Reicher Feuchtigkeitsgehalt der Luft ist, bei sonst gleichen Bedingungen, im allgemeinen zuträglich für die Entfaltung tierischen Lebens; denn er verlangt geringere Anpassungen der ursprünglich dem Wasser entstammenden Luftbewohner. Seine Verminderung bedeutet eine Verschärfung der Auslese und damit ein Pejus.

Früher (S. 43 f.) wurde schon die Einteilung der Tiere in Feuchtlufttiere und Trockenlufttiere (hygrophile und xerophile Tiere) besprochen. Zu den Feuchtlufttieren gehören danach alle Lufttiere mit ungenügendem Vertrocknungsschutz, so im allgemeinen die Landplanarien, Landblutegel, Regenwürmer, Landasseln, Schnecken und Amphibien; die Trockenlufttiere sind besser gegen Austrocknen geschützt, z. B. die meisten Insekten, Spinnentiere, Reptilien, Vögel und Säugetiere. Doch gilt das nicht ausnahmslos. Aus dem Kreise der im allgemeinen hygrophilen Landasseln vermag die Wüstenassel (*Hemilepistus réaumuri*) in trockenen Gegenden zu leben, und manche Schnecken leben ausschließlich an dürren Südabhängen, wie *Bulimus detritus* und die *Xerophila*-Arten. Unter den Reptilien gibt es solche, die keine nachweisbaren Mengen von Wasserdampf abgeben, wie der Dornschwanz (*Uromastix*) und die Eidechsen (*Lacerta*), während die verschiedenen Krokodilarten und die Riesenschlange *Python molurus* reichlich Wasser verdunsten. Ja während die Rinder im allgemeinen viel Wasser abgeben und daher

hygrophil sind, kommen im südlichen Teil der dürren Halbinsel Niedercalifornien solche vor, die nur alle zwei Tage oder gar nur alle Wochen einmal trinken[2]). Wir können jene Einteilung noch vertiefen, indem wir euryhygre und stenohygre Tiere unterscheiden, solche die einen mehr oder weniger großen Wechsel der Luftfeuchtigkeit ertragen, und solche, denen größere Schwankungen der Luftfeuchtigkeit schaden. Zu den Euryhygren gehören viele Insekten, z. B. Bockkäfer, Fliegen, Libellen, viele Vögel und Säuger, z. B. das Reh (*Cervus capreolus*), das ebenso in den sumpfigen Donauniederungen wie in den Trockentälern des Schwäbischen Alb vorkommt. Als euryhygre Tiere kann man aber auch den Landblutegel *Xerobdella lecomtei* der Kalkalpen, oder die Gattung *Armadillidium* unter den Landasseln, oder die gemeine Kröte (*Bufo vulgaris*) bezeichnen, die mehr als ihre hygrophilen Verwandten mit einem geringen Grad von Luftfeuchtigkeit auskommen können, ohne in feuchter Umgebung zu fehlen. Stenohygre Tiere können wiederum hygrophil oder xerophil sein. Landplanarien, viele Schnecken (*Daudebardia, Succinea* bei uns), Eintagsfliegen und Stechmücken, die Büffel (*Buffelus*), das Nilpferd (*Hippopotamus*) können nur geringe Herabsetzung der Luftfeuchtigkeit vertragen; dagegen können andere Schnecken (*Bulimus detritus, Xerophila*) nur in Trockengegenden leben, und das Kamel kränkelt bei einem Dunstdruck von mehr als 11—12 mm und geht schnell zugrunde[3]). Feuchtlufttiere gehören meist zu den Stenohygren, Trockenlufttiere viel seltener.

Daher schließt größere Luftfeuchtigkeit Trockentiere in viel selteneren Fällen aus als umgekehrt. So scheint es, daß es beim Durchdringen der nord- und südamerikanischen Reptilienfauna in Mexiko für xerophile nördliche Gattungen und selbst Arten leichter ist, nach Süden zu gehen und sich dem Leben in einer mehr gleichmäßig heißen und entschieden feuchten Gegend mit üppigem Pflanzenwuchs anzupassen, als für hygrophile Südländer das Umgekehrte[4]). Gegenden mit gleichmäßig warmer und feuchter Luft, wie das Amazonasgebiet, die Regenwälder des Kongo, die Insel Ceylon besitzen ein reiches Pflanzenleben und können daher auch eine Fülle von Tieren beherbergen. Für Feuchtlufttiere sind solche Gebiete ebenso wie Inseln und Küstenstrecken besonders günstig. Die malayischen Inseln sind das Paradies der Landplanarien; die westindischen Inseln sollen zusammen fast ebenso viele Arten von Landschnecken besitzen wie das ganze übrige Amerika von Alaska bis Feuerland, und die Philippinen sind reicher an Landschnecken als die beiden indischen Halbinseln zusammen[5]), was für keine andere Tiergruppe auch nur annähernd zutrifft.

In Trockengebieten dagegen ist das Tierleben spärlich, entsprechend der geringeren Entwicklung des Pflanzenlebens und der strengen Auslese. Die Schnecken haben in Trockengegenden besonders dicke Schalen, z. B. *Bulimus detritus*, oder sie schützen sich durch einen zähen Schleim, wie *Arion empiricorum*. Die Clausilien, Schnecken, die vielfach in trockenen heißen Kalkgebirgen vorkommen, können die Mündung ihres Gehäuses durch ein „Schließknöchelchen", das Klausilium, abschließen; Arten aber, die an Meeresküsten oder auf nebeligen Höhen

leben, bauen ein schwächeres oder gar kein Klausilium; *Alopia maxima* z. B. hat auf der Spitze des Moguragebirges bei Törzburg (Siebenbürgen) kein Klausilium, 200 m tiefer kommt dieselbe Art mit bereits gut entwickeltem Schließapparat vor[6]). Die Assel *Porcellio scaber* kommt in Deutschland, soweit das Küstenklima mit seinem hohen Gehalt an Luftfeuchtigkeit reicht, auch auf trocknem Sandboden zahlreich vor; im Binnenland aber findet sie sich, entsprechend der geringeren Luftfeuchtigkeit, nur an feuchten Orten, unter Steinen und Genist oder in Kellern[7]).

Die Luftfeuchtigkeit scheint auch einen Einfluß auf die Färbung der Tiere zu haben, derart, daß bei höherem Feuchtigkeitsgehalt eine Dunkelfärbung auftritt; aber das trifft durchaus nicht für alle Tierarten und für alle Grade von Feuchtigkeit zu. Das zeigen z. B. Towers Versuche mit dem Koloradokäfer *Leptinotarsa*; leichte Steigerung



Abb. 109. a Australischer Webervogel *Munia flaviprymna*, ein Wüstenbewohner; b derselbe nach dreijährigem Aufenthalt in feuchtem Klima; c *Munia castaneïthorax*, nicht wüstenbewohnende Art. Nach Seth-Smith.

des Feuchtigkeitsgrades führte zu Verdunkelung der Färbung, bei höheren Graden dagegen trat Albinismus auf[8]). Feuchtkulturen der Grille (*Gryllus campestris*) mit 60—80% relativer Feuchtigkeit lieferten tiefschwarze Stücke[9]). Bei verschiedenen Vogelarten führte die Haltung in mit Feuchtigkeit gesättigter Luft zu Verdunkelung des Gefieders, z. B. bei der Drossel *Hylocichla mustelina* oder der Inkataube *Scardafella inca*[10]); die Tiere näherten sich dabei Abarten, die in Gebieten mit feuchtem Klima vorkommen. Der Weberfink *Munia flaviprymna* aus australischen Wüsten nahm nach dreijähriger Gefangenschaft in dem feuchten England eine Verfärbung seines Gefieders an, die an die verwandte, aber nicht wüstenbewohnende Art *M. castaneïthorax* sowohl in der Zeichnung als im dunkleren Farbenton starke Anklänge zeigt (Abb. 109)[11]). Entsprechend solchen Versuchsergebnissen hat man auch Befunde aus der freien Natur gedeutet. Schmetterlinge zeigen im Gebirge und im Norden vielfach dunklere Bestäubung — doch dürfte das mehr durch die Temperatur als durch die Luftfeuchtig-

keit bestimmt werden. Die Verdunkelung der roten Wegeschnecke (*Arion empiricorum*) soll mit der Luftfeuchtigkeit parallel gehen; ebenso sind einige Gehäuseschnecken, *Helix arbustorum* und *Succinea pfeifferi*, an feuchten Fundorten dunkler als gewöhnlich[12]. Andererseits scheint ein Übermaß von Feuchtigkeit das Auftreten albinotischer Schnecken zu befördern. Auch Grasfrosch (*Rana fusca*) und Bergeidechse (*Lacerta vivipara*) sollen in größerer Feuchtigkeit dunkler sein. Die Eule *Megascops asio* kommt im mittleren Teil der östlichen Vereinigten Staaten, wo die Feuchtigkeit geringer ist und Laubwälder vorherrschen, in einer roten Form vor, im Norden und Süden bei größerer Feuchtigkeit und vorherrschendem Nadelholzwald in einer grauen Form[13]. Weit verbreitet ist dies Verhalten bei Säugern. So ist die am Wasser lebende Abart der Scheermaus (*Microtus terrestris*), die sog. Wasserratte, durchgängig dunkler gefärbt als die gartenbewohnende Form. Die nordamerikanischen Maulwürfe der Gattung *Scapanus* (und weniger deutlich *Scalops*) sind in Gegenden mit reichlichen Niederschlägen (West-Washington, Oregon) fast schwarz und werden mit zunehmender Trockenheit heller, in Nord-Californien sind sie braun, in Süd-Californien silberig[14]. Der die feuchten Fichtenwälder bewohnende Waldlemming (*Myodes schisticolor*) ist dunkler als seine Verwandten, und entsprechendes konnte am Serval (*Felis serval*) beobachtet werden[15]. Eine allgemeine Erscheinung ist es aber keineswegs.

Häufiger Regenfall kann für faunistische Erscheinungen bestimmend wirken. So fehlen Tagschmetterlinge (Rhopalocera) auf Island, während viel kältere Länder solche besitzen; eine einleuchtende Erklärung dafür ist, daß die regnerische Sommerzeit dieser Insel für den Flug und damit für die Paarung der Tagfalter hinderlich ist[16])

Wenn schon der Feuchtigkeitsgehalt der Luft das maßgebende Moment ist, von dem die Zusammensetzung der ganzen Luftfauna, die Auswahl der in der Luft lebensfähigen Tiergruppen abhängt, so erweist sich doch, nachdem einmal der Vertrocknungsschutz erworben ist, der Einfluß der Temperatur auf die Verbreitung der Tiere als mächtiger und augenfälliger. Temperaturgrenzen sind es vielfach, die die Verbreitung einer Tierart hemmen, viel deutlicher als Feuchtigkeitsunterschiede. „Die Krümmungen der Isothermen, besonders der Isochimenen, offenbaren sich in den Grenzen, die gewisse Pflanzen und nicht weit wandernde Tiere gegen die Pole zu, wie gegen die Gipfel schneebedeckter Gebirge, selten übersteigen. Das Elentier z. B. (*Alce alces*) lebt auf der skandinavischen Halbinsel fast 10° nördlicher als im Innern von Sibirien, wo die Linie gleicher Winterwärme so auffallend konkav wird“ (Al. v. Humboldt)[17]. Die Nordgrenze, bis zu der die Wanderheuschrecke (*Pachytylus migratorius*) ständig vorkommt, fällt mit der Juni-Isotherme von 20° C zusammen[18], und die Südgrenze, bis zu der die Raupe des arktischen *Colias palaeno* reicht, folgt der Januar-Isotherme von — 1° oder — 2°[19]. Aber bei der Temperatur ist ja auch die Amplitude weit größer als bei dem Feuchtigkeitsgehalt. Die mittleren Extreme der Lufttemperatur können im Jahre um 92° schwanken, die mittlere Monatstemperatur um 64°.

Nach ihrem Verhalten der Temperatur gegenüber unterscheidet man auch hier, wie bei den Wassertieren, stenotherme und eurytherme Tiere; die stenothermen können wieder wärmeliebend und kälteliebend sein. Die wärmeliebenden sind noch weiter eingeteilt worden in xerotherme Arten, solche, die ausschließlich thermisch ausgezeichnete Orte (insonderheit in den gemäßigten Breiten) bewohnen, und in xerophile Arten, die auch hauptsächlich solche Stellen lieben, aber an die Thermik ihres Wohnorts geringere Anforderungen stellen[20].

Zu den stenotherm-wärmeliebenden Tieren gehören Formen aus allen Gruppen der Lufttiere. Ihre Hauptheimat ist natürlich der heiße Gürtel. In den gemäßigten Gebieten halten sie sich an besonders heißen Stellen, Wärmeinseln, vor allem steinigen Südhängen und Kalkfelsen mit dürftigem Bewuchs. So ist in Deutschland der Kaiserstuhl bei Freiburg i. B. ein Brennpunkt südlichen Lebens, wo viele mediterrane Tiere zusammen vorkommen, wie der Tausendfuß *Scutigera coleoptrata,* die Gottesanbeterin (*Mantis religiosa*), die Schnecke *Ericia* (*Cyclostoma*) *elegans* und die Smaragdeidechse (*Lacerta viridis*). Von Insekten gehören in erster Reihe die Geradflügler hierher; teilt man die Erde ein in kühle, mittelwarme und heiße Gebiete, so verhalten sich in ihnen die Artenzahlen der Blattiden + Mantiden wie 1 : 4 : 18, die der Gespenstheuschrecken (Phasmiden) wie 1 : 1,5 : 35[21]. Aber auch andere Insektenordnungen enthalten wärmeliebende Gruppen. Bei der Schmetterlingsfamilie der Syntomiden ist jenes Verteilungsverhältnis 1 : 3 : 63[21]. Auch die Prachtkäfer (Buprestiden) sind echte Kinder der Sonne; ihre eigentliche Heimat sind die Tropenländer, und bei uns schwärmen sie nur an Sommermittagen kräftig. Unter den Spinnentieren sind besonders die Skorpione stenotherme Wärmetiere, die Geißelskorpione (*Pedipalpi*) sind ganz auf die Tropen beschränkt. Eine andere Abteilung des Tierreichs, die fast nur aus stenothermen Wärmetieren besteht, sind die Reptilien. Gegen die Pole zu nimmt ihre Mannigfaltigkeit schnell ab. Während im ganzen Mittelmeergebiet über 140 Arten und in Südeuropa deren 59 vorkommen, sind es in Mitteleuropa insgesamt 21, in Nordeuropa nur 6; bei St. Petersburg kommen nur 2 Arten vor. Und während Deutschland mit 540000 km^2 12 Arten beherbergt, hat Java mit 132000 km^2 deren 122. Je wärmer es ist, desto größer werden die Reptilien, und desto lebhafter sind sie. Die Zauneidechse (*Lacerta agilis*) erreicht im Süden des Gouvernements St. Petersburg nur $^2/_3$ der Länge der unsrigen, und auch die Mauereidechse (*L. muralis*) wird in einzelnen Formen des Mittelmeergebiets um die Hälfte länger als bei uns (20—23 cm gegen 14—18 cm), ja die Smaragdeidechse (*L. viridis*) wird im Süden und Südosten Europas zuweilen doppelt so lang als bei uns (66 cm gegen 33—35 cm)[22]. In den Tropen nimmt die Leistungsfähigkeit dieser Tiere so zu, daß Eidechsen dort aufgerichtet mit gestreckten Beinen laufen können, ähnlich wie bei Säugern, z. B. *Amphibolurus* und *Moloch horridus* in Australien, *Corythophanes hernandezii* in Mexiko; ja *Chlamydosaurus kingii,* die Kragenechse der australischen Tropen (Abb. 110) kann ihren Körper sogar auf die Hinterbeine erheben und zweibeinig Strecken bis zu 10 m durchlaufen[23].

Auch stenotherm-kälteliebende Lufttiere gibt es, wenn auch in geringerer Zahl. Kälteliebende Schnecken sind die *Vitrina*-Arten, die bei uns als Herbst- und Wintertiere sogar zwischen tauendem Schnee herumkriechen, in den Alpen als einzige Schnecken höher als 3000 m ü. M. hinaufreichen und in den Tropen auf die höchsten Berggipfel (z. B. Kilimandscharo, Ruwenzori, Kamerunberg) beschränkt sind. Die in den österreichischen und transsylvanischen Alpen oberhalb der Baumgrenze lebenden Buliminiden *Cylindrus obtusus* und *Mastus reversalis* werden von den Sammlern nicht lebend ins Tal gebracht. Viele Spanner, die bei uns im Winter fliegen (Frostspanner), sind weit nach Norden verbreitet.

Die Zahl der eurythermen Tiere ist unter den Lufttieren viel größer als unter den Wassertieren, entsprechend dem Umfang der Temperaturschwankungen in der Luft. Dahin gehören viele Insekten, vor allem solche mit vollkommener Verwandlung (Holometabola), z. B. die kurzfühlerigen Dipteren (Fliegen), viele Tagfalter wie die Weißlinge (*Pieris*) und der Diestelfalter (*Pyrameis cardui*), dessen weltweite Verbreitung seine Unabhängigkeit von der Temperatur bezeugt. Eurytherm sind auch die Collembolen, z. B. der Gletscherfloh (*Isotoma saltans*). Von den Amphibien zählt besonders die Erdkröte (*Bufo vulgaris*) hierher, die vom 65° nördl. Br. bis nach Nordafrika vorkommt und in den Alpen bis 2200 m Meereshöhe emporsteigt.



Abb. 110. *Chlamydosaurus kingii*, ein Saurier Australiens, aufrecht laufend. Nach W. Saville Kent aus L. Plate, Allgemeine Zoologie.

Eine Sonderstellung nehmen die homöothermen Tiere ein, die sog. Warmblüter. Sie sind physiologisch streng stenotherm; denn sie leben nicht in der Luft, sondern in ihrem inneren Medium, in dem eine optimale Temperatur von 37°—44°, je nach der Art, mit ganz geringen Schwankungen herrscht. In dieser Temperatur spielt sich bei ihnen Muskelarbeit, Nervenleitung, Verdauung ab. Von den winterschlafenden Säugern abgesehen, sind jene Temperaturschwankungen normalerweise nicht größer als etwa 4° C: bei der Taube (*Columba*) betragen sie 1,44°, beim Adélie-Pinguin (*Pygoscelis adeliae*) 2,8° (37,4—40,2°), bei der Ziege (*Capra*) 0,25°, beim Rhesusaffen (*Macacus*) bis 3,8°; beim Kamel erreichen sie im Maximum mit 4,4° eine ganz ausnahmsweise Höhe[24]). Nur die primitivsten Säuger, die Kloakentiere, zeigen größere Schwankungen: bei *Echidna* betragen sie 7,5° (34—26,5°). Um diese Binnentemperatur auf gleichmäßiger Höhe zu erhalten, ist eine nervöse Regulierung notwendig. Abkühlung hat eine reflektorische Steigerung der Oxydationsvorgänge im Körper, eine stärkere Heizung zur Folge; man kann den ganzen Brennstoffvorrat eines Kaninchens, das gesamte Glykogen, durch Abkühlung zum Verschwinden bringen. Wenn genügende Nahrungsmengen bzw. Speicherstoffe vorhanden sind, wird die Erhaltung der Körpertemperatur im allgemeinen möglich sein. Wie

bedeutender Leistungen ein Tier fähig ist in bezug auf die Beibehaltung seiner Binnentemperatur, lehren folgende Zahlen[1]: 24)

Polarfuchs (*Canis lagopus*)	Körpertemp.:	39,6°,	Außentemp.:	— 35,0°,	Unterschied	74,6°
Wolf (*Canis lupus*)	„	40,5°,	„	— 32,8°,	„	73,3°
Polarhase (*Lepus timidus*)	„	38,3°,	„	— 29,4°,	„	67,7°
Schneehuhn (*Lagopus mutus*)	„	43,3°,	„	— 37,3°,	„	80,6°

Demnach wird für ein homöothermes Tier die äußere Temperatur nur dann gefährlich, wenn sie imstande ist, die Binnentemperatur dauernd zu verändern, sie herabzusetzen oder auch zu erhöhen.

Die Mittel, um die Binnentemperatur auf der dem Tiere eigenen Höhe zu erhalten, sind verschieden, je nachdem die Außentemperatur niedriger ist als die Körperwärme, oder aber ihr nahezu gleich oder gar höher. Im ersten Falle, der allermeist in Betracht kommt und uns zuerst beschäftigen wird, bestehen sie erstens in Verminderung der Wärmeabgabe und zweitens in Erhöhung der Stoffwechselwärme, im zweiten Fall in Vermehrung der Wärmeabgabe und Verminderung der durch Verbrennung und vor allem durch Bewegung entstehenden Wärme.

Die Wärmeabgabe durch die Oberfläche wird verringert durch thermische Isolierung des Tieres. Der schlechteste Wärmeleiter und damit der wirksamste Wärmeschutz ist die Luft. Die den Körper unmittelbar umgebende Luftschicht auf ihm festzuhalten, darin besteht die „wärmende“ Wirkung des Feder- und Haarkleides bei Vögeln und Säugern. Bei den Vögeln schließen die Deckfedern (Konturfedern) über den lockeren Dunen, bei den Säugern die Grannenhaare über den Wollhaaren eng zusammen und legen sich ihnen dicht auf, angezogen durch entgegengesetzte elektrische Ladung der Unterschicht[25]); so wird die Luftschicht zwischen den Dunen oder der Wolle zusammengehalten. Die Vögel haben außerdem in ihren Luftsäcken noch eine innere Lufthülle, die vor allem die Eingeweide einwickelt. — Dazu kommt als weitere isolierende, das heißt, die Wärme schlecht leitende Schicht, das Fett der Unterhaut.

Die Dichte von Haar- und Federkleid richtet sich nach den Lebensbedingungen. Bei den Vögeln haben die Flieger, die sich in höhere, kältere Luftschichten erheben, im gleichen Klima ein dichteres Gefieder als die Bodenvögel; bei Raubvögeln, Raben und Sperlingsvögeln machen die Federn 10—13,6% des Körpergewichts aus, bei Stelzvögeln, Hühnern, Tauben, Schwimmvögeln nur 9—7%[26]). In kalten Klimaten sind Haar- und Federkleid dichter als in wärmeren. Das Renntier (*Rangifer tarandus*) und die tibetanische Antilope *Pantholops hodgsoni*, die sich nicht in Höhlen und Schlupfwinkeln vor kalten Winden bergen können, haben einen rauhen grobhaarigen dicken Pelz, dessen Grannenhaare wiederum lufthaltig sind und so dicht stehen und derart ineinander verfilzt sind, daß auch der stärkste Schneesturm sie nicht auseinanderwehen kann. Bekannt ist ja, daß die wertvollsten Pelze aus den kältesten Gegenden kommen. Die Dichte und damit die Güte der Fuchspelze stuft sich nach ihrer Herkunft ab; die wertvollsten kommen aus Schweden, Ostpreußen und der Schweiz; weniger

gut sind die aus Pommern, Mecklenburg und Holstein, die geringwertigsten liefert das Rheinland und Frankreich. Der Mandschutiger (*Felis tigris amurensis*) hat im Unterschied vom Sundatiger einen gewaltig dicken, zottigen Pelz. Bei Säugern der kalten Zone sind auch die Fußsohlen und Zehenballen behaart, so beim Eisbären (*Ursus maritimus*), dem Schneehasen (*Lepus timidus*) und dem Eisfuchs (*Canis lagopus*). Dagegen kommen homöotherme Tiere, die ganz oder teilweise dieses Wärmeschutzes entbehren, nur in den Tropen vor, wie die Nackthunde, der Somali-Nacktmull (*Heterocephalus philippsi*, Abb. 111) und die spärlich behaarten Büffel, ebenso Affen mit nacktem Gesicht und Gesäß. Auch Vögel mit nackten Hälsen, wie Geier (*Vultur*), Strauß (*Struthio*), Marabu (*Leptoptilus*), Perlhühner (*Numida*), der nacktköpfige Papagei *Gypopsitta vulturina* aus Nordbrasilien, oder solche mit Hautanhängen, wie das Bankivahuhn (*Gallus gallus*), der Puter (*Meleagris*), der Glockenvogel (*Chasmorhynchus*) u. a., sind Bewohner warmer Gegenden.

Das Hautfett ist ja besonders reichlich bei den homöothermen Tieren des Wassers entwickelt, beim Pinguin, den Robben, den Walen.



Abb. 111. *Heterocephalus philippsi.* $^3/_4$ nat. Größe. Nach Oldf. Thomas.

Bei einer Sattelrobbe von 115 kg Körpergewicht kommen 50 kg auf Fell und Speck. Aber auch bei ständigen Luftbewohnern fehlt es nicht, besonders in kalten Gegenden und zur Winterszeit, so beim Renntier (*Rangifer*), Hirsch (*Cervus*), Moschusochsen (*Ovibos*), Wildschwein (*Sus*), Bär (*Ursus*) und Dachs (*Meles*). Wie wirksam die thermische Isolierung durch eine Fettschicht ist, geht z. B. daraus hervor, daß bei stundenlangem Ruhen einer Robbe auf einer Eisscholle keine Schmelzwirkung sichtbar wird, und daß ein totes Walroß eine hohe innere Temperatur bewahrte, obwohl es 12 Stunden lang in eiskaltem Wasser lag. Bei Tieren aber, die in heißer Zeit Fettvorräte ansammeln müssen, werden diese lokalisiert, um keinen lästigen Wärmeschutz zu bilden, wie beim Kamel und Zebu (*Bos indicus*) im Höcker, bei Fettschwanz- und Fettsteißschaf am Hinterende.

„Alle Homöothermen geben unter identischen Bedingungen auf die Oberflächeneinheit die gleiche Wärmemenge ab" (E. Voit)[27]. Zwei Hunde mit 20 kg bzw. 3,2 kg Körpergewicht haben Oberflächen von 7500 bzw. 2423 cm^3; auf 1 kg Körpergewicht kommen beim großen 375 cm^2 Oberfläche, beim kleinen 757 cm^2, also das Doppelte; die Wärmeproduktion auf 1 kg Masse betrug bei dem großen 45, bei dem kleinen 88 Kalorien in der Zeiteinheit, entsprach also genau dem Vergleichswert der Oberflächen[28]. Somit ist eine Verkleinerung der

Oberfläche für die Erhaltung der Eigenwärme in kalter Umgebung von Vorteil.

Von vornherein sind darin die Vögel den Säugern überlegen; sie besitzen keine reichdurchbluteten Anhänge wie Ohrmuscheln und Schwanz; auch ihre Läufe und Zehen, die keine Muskeln, sondern nur Sehnen enthalten, und ihre Mundränder haben wenig Blutversorgung und geben daher wenig Wärme ab. Durch Anlegen der Flügel an den Körper und durch ihre Luftsäcke besitzen sie außerdem erhöhten Wärmeschutz. So ist es nicht zu verwundern, daß sie der Winterkälte im allgemeinen viel besser standhalten als die Säuger. Der kleinste Säuger, der sich bei uns der winterlichen Temperatur voll aussetzt, ist der Hase; alle kleineren und viele größere, Mäuse, Spitzmäuse, Maulwurf, Eichhorn, Marder, Fuchs usw., haben Schlupfwinkel, Erd- oder Baumhöhlen oder gepolsterte Nester. Jedoch so kleine Vögel, wie Zaunkönig und Meise, brauchen keinen solchen Schutz.

Aber gleichgültig ob Säuger oder Vogel, ein homöothermes Tier hat unter sonst gleichen Bedingungen einen Vorteil davon, wenn seine Körperoberfläche verhältnismäßig klein ist. Bei einander ähnlichen Körpern hat aber der größere im Verhältnis zur Masse die kleinere Oberfläche. Drei Würfel von 1, 2 und 3 cm Kantenlänge haben Oberflächen von 6, 24 und 54 cm^2 und Massen von 1, 8 und 27 cm^3; auf 1 cm^3 Masse kommt also beim kleinsten 6 cm^2, beim mittleren 3, beim größten 2 cm^2 Oberfläche. Das gilt entsprechend für andersgestaltige ähnliche Körper. Bedeutendere Körpergröße bei ähnlicher Form dient also auch der Verminderung der Wärmeabgabe. Unter diesem Gesichtspunkt ist die Tatsache sehr wichtig, daß bei homöothermen Tieren dieselbe Art in kälteren Gegenden eine bedeutendere Körpergröße erreicht als in wärmeren, oder daß von nahe verwandten Arten die größeren das kältere Klima bewohnen. Das steht in scharfem Gegensatz zu dem Verhalten der pökilothermen Tiere, wie Reptilien und Amphibien, die in kälteren Gegenden kleiner sind. Dieser Satz ist nach seinem Entdecker und Begründer als Bergmannsche Regel bezeichnet worden[29]); er ist tiergeographisch von hoher Bedeutung und bedarf daher genauer Bestätigung durch Beispiele.

Eine glänzende Bestätigung der Bergmannschen Regel bietet die geographische Anordnung der Pinguine, wie sie nachstehende Tabelle zeigt. Die Anmerkungen a—c bieten eine Erklärung für die scheinbaren Ausnahmen. — Von dem Papageientaucher *Fratercula arctica* lebt eine Riesenform (Flügellänge 175—194 mm) in Spitzbergen und Nordgrönland; kleiner sind diese Vögel auf der Bären-Insel, an der norwegischen Küste, in Island und Südgrönland (Fllge. 158—177 mm); noch kleiner (Fllge. 155—166 mm) sind sie von den Kanalinseln und von Helgoland, und eine Zwergform (Fllge. 135—145 mm) überwintert in Mallorca[30]). — Von *Otocoris alpestris*, der Alpenlerche, die als Sommervogel Nordamerika vom Eismeer bis nach Südkalifornien und Texas bewohnt, kennt man eine abgestufte Reihe, von der Hudsonbai-Form mit 111,5 mm Flügellänge über die von Kansas und Nebraska mit 105,8 mm Fllge. und die von Nevada mit 102,9 mm Fllge. bis zur Bewohnerin

der Küste Niederkaliforniens (99,1 mm Fllge.) und der Sta. Barbara-Inseln bei Kalifornien (97,1 mm)[31]. — Von den Kolibris (*Trochilidae*) haben alle in größeren Höhen der Anden vorkommenden Arten ein Mindestmaß von 45 mm Rumpflänge, und die größte Art, *Patagona gigas*, geht am weitesten nach Süden; die kleinste Art, der kleinste Vogel überhaupt, *Chaetocercus bombus*, mit einer Rumpflänge von 28—28,5 mm, lebt in Ecuador und Nordperu, also dicht südlich vom Äquator. Wo dieselbe Art verschiedene Klimate bewohnt, erreichen in der kühlsten Gegend die Stücke die bedeutendste Größe; so ist *Chlorostilbon aureoventris* in Paraguay und Nordargentinien größer als in Südostbrasilien (Rio grande do Sul), am kleinsten in Mittelbrasilien (Bahia, Rio de Janeiro usw.). Solche Beispiele gibt es noch zahlreiche unter den Kolibris[32]. — Unsere Amsel (*Turdus merula*) erreicht in Schweden 136 mm Flügellänge, in Deutschland 130—132 mm, in England 129—133 mm, auf den Canarischen Inseln 128—129 mm und in Nordmarokko nur 125 mm[33]. — Die Eiderente (*Somateria mollissima*) wird am größten an der Küste Nordostsibiriens (Fllge. 305—328 mm), kleiner ist sie in Spitzbergen, an der skandinavischen Küste und in Island (Fllge. 272—312 mm), die kleinste Form (Fllge. 269 mm) bewohnt die Faröer[34]. — Das Teichhuhn (*Gallinula chloropus*)

Art	Körperlänge in mm	Gewicht in kg	Vorkommen
Aptenodytes forsteri	1000–1200	34,4	Antarktisches Festland, sicher am weitesten südwärts von allen Verwandten. Ausnahmsweise bis 61° nordwärts.
A. patagonica	900—1000	♂ 17,2 ♀ 15,2	Südlich bis 55° (Macquarie Inseln).
Pygoscelis papua	750—800	—	Südlich bis 63° 30′ (Paulet- und Dundee-Ins.), meist zw. 47° und 45° a)
P. adeliae	700—750	—	Südlich bis 66° (Adelie-Land), nördlichste Brutstätte Süd-Orkney-Ins. b)
P. antarctica	700—750	—	Südlich bis 64° 30′ (Seymour-Ins.), nördlich bis 52° südl. Br.
Catarrhactes chrysolophus	700	—	Südlich bis 61° (Süd-Orkney-Ins.), nördlich bis 46° 30′.
C. chrysocome	500—650	—	Südlich bis 55° (Feuerland), nördlich bis 37° (Tristan da Cunha).
Spheniscus demersus	550	5—6	Südlich bis 34° 30′ (Kap), nördlich bis 17° (Gr. Fischbai).
Sp. demersus var. magellanicus	—	—	Südlich bis 52° (Falkland-Ins.) c)
Sp. demersus var. humboldti	bed. kleiner als voriger	4,5—5	Küste von Chile und Peru, nördlich bis 7° südl. Br.
Eudyptula minor	480	—	Südlich bis 46° (Neu-Seeland); Süd-Australien 38°.
Spheniscus mendiculus	445	—	Unter dem Äquator (Galapagos-Inseln).

a) Stationärer als *P. adeliae*, auch während des Winters im antarktischen Gebiet. — b) Ausgesprochener Wandervogel; geht nach der Brut nordwärts. — c) Brütet in Höhlen.

hat in Europa eine Flügellänge von 175—188 mm, die ägyptischen Stücke sind oft kleiner; in Ceylon und Indien erreicht es 156—176 mm, auf den Sunda-Inseln, der Halbinsel Malakka und in Celebes 145—167 mm Fllge. — Unser Zaunkönig (*Troglodytes troglodytes*) wird in Island größer als auf den Faröern und dort größer als in Deutschland[35]); ebenso ist der südamerikanische *Troglodytes musicus* in Hochperu (3900 m ü. M.) bedeutend größer als seine Artgenossen in Bahia. Zahlreiche weitere Beispiele finden sich in der unter [29]) angegebenen Literatur.

Von Säugetieren läßt sich leicht dasselbe belegen. Unsere größeren mitteleuropäischen Säuger nehmen alle gegen Nordosten, nach Sibirien, an Größe zu, gegen Südwesten an Größe ab, so Hirsch, Reh, Fuchs, Wolf, Wildschwein. Für das Wildschwein seien hier die Schädellängen angeführt: aus Südspanien 324 mm, aus Nordspanien 353 mm, von den Pyrenäen bis Deutschland 380—410 mm, aus Siebenbürgen 452 mm, aus Weißrußland (Grodno) 465 mm[36]); für Ostsibirien wird als „Kopflänge" 560 mm angegeben. Vom Schneehasen (*Lepus timidus*) betragen die durchschnittlichen Basilarlängen des Schädels in Millimeter für Schottland 70, Irland 73, Skandinavien 73,2, Nordskandinavien und Rußland 77,8, Insel Yesso 80, Grönland 86,8, Nordsibirien und Nordwestalaska 87,5[37]). Von der Blindmaus *Spalax* unterscheidet Méhely drei Formenkreise: 1. kleine Formen aus Tripolis, Ägypten, Palästina, Syrien; 2. mittelgroße Formen aus Kleinasien, Transkaukasien, Balkanhalbinsel, Dobrudscha, Ungarn; 3. große Formen aus Galizien, Bukowina, Südrußland, Ziskaukasien und der Kirgisensteppe[38]). Der Berglemming (*Myodes lemmus*) im Gebirge ist mit 32 mm Schädellänge bedeutend größer als der Waldlemming (*M. schisticolor*) der tiefer gelegenen Gegenden mit 25 mm[39]) Die Wühlratte *Geomys bursarius* in Nordamerika erreicht nördlich von 46° nördl. Br. eine Gesamtlänge von 296 mm, zwischen 40 und 46° nur 284 mm, südlich von 40° 256 mm[40]). Die Gesamtlänge des Schädels beträgt bei dem amerikanischen Maulwurf *Scalops aquaticus* in Millimetern: von Florida 30,8, Nord-Carolina 31,8, Virginia 33,4, Maryland und Columbia 34,1, Pennsylvania 34,9, New York 35,3 und Connecticut 35,5[41]). Die Virginiahirsche (*Odocoileus*) Nordamerikas werden nach Süden immer kleiner; eine Zwergform (*O. mexicanus*) lebt in Südamerika[42]). Das Guanako (*Lama huanachos*) von Peru (4000 m ü. M.) ist viel kleiner als das von Patagonien und Feuerland (Schädellänge 261 : 311 mm)[43]).

Ausnahmen von der Bergmannschen Regel kommen vor. Wenn man aber bedenkt, wie viele andere Mittel noch vorhanden sind, um die Wärmeabgabe zu vermindern, so überrascht die geringe Zahl solcher Ausnahmen. So finden sich bei den Vögeln Ausnahmen vor allem unter den Zugvögeln, die sich ja an ihrem Brutort der Winterkälte nicht aussetzen. Eine Ausnahme bildet auch der Auerhahn (*Tetrao urogallus*), der in Sibirien kleiner ist als in Deutschland. Von dem südamerikanischen Strauß ist die südlichere Form *Rhea darwinii* kleiner als die nördlichere *R. americana*. Unter den Säugern mögen Höhlentiere eine Ausnahme machen, da sie, wie die Zugvögel, sich der Winterkälte entziehen können, z. B. *Microtus pennsylvanicus*, die in Pennsylvanien größer ist als in Labrador; aber viele davon stimmen

doch zur Bergmannschen Regel, z. B. *Spalax*, *Scalops* (vgl. oben). Die Waschbären nehmen nordwärts an Größe ab. Allen nimmt an, daß die Größenabnahme mit dem Übergang in das weniger adäquate Klima zusammenfällt, z. B. bei den Waschbären. Aber sicher ist doch für Eisvögel und Pirole das heiße Klima der Tropen das adäquate, und trotzdem trifft für sie die Bergmannsche Regel zu, und sie nehmen gegen das kühlere Gebiet an Größe zu: die Flügellänge von *Alcedo athis bengalensis* von Indien, der Malayischen Halbinsel und den Sunda-Inseln beträgt 68—70—71 mm, von *A. a. pallida* aus Nordafrika und Palästina 74—75, von *A. a. corsicana* 75—77 und von *A. a. ispida* aus Deutschland 77—79—81 mm, und ebenso hat *Oriolus oriolus kundoo* aus Indien, Kaschmir und Afghanistan nur 140—142 mm Flügellänge gegenüber 149—158 mm bei *O. o. oriolus* in Europa[44]).

Wichtig ist, daß auch bei der Verpflanzung von homöothermen Tieren in wärmere Gegenden eine Größenabnahme beobachtet worden ist. Die kalifornische Wachtel (*Lophortyx californica gambeli*) wurde 1885 im Montrose-Bezirk (Colorado) ausgesetzt und hat sich jetzt im Westen des Staates weiter verbreitet; an dem neuen wärmeren Wohnort ist sie durch geringere Größe auffällig von der Stammform verschieden geworden[45]). Ebenso ist der von England nach Australien verpflanzte Fuchs hier viel kleiner und schlanker geworden, dazu sein Haar kürzer und dünner[46]). — Laboratoriumsversuche liefern entsprechende Ergebnisse. Weiße Mäuse wurden bei Zucht in einer Temperatur von etwa 6,1° C größer, bei Zucht in 26,3° C kleiner als die Stammform, neben anderen Unterscheidungsmerkmalen[47]). Es scheint also hier direkte Bewirkung vorzuliegen.

Als ganz natürliche Folge ergibt sich aus der Bergmannschen Regel, daß in benachbarten Gegenden mit verschieden warmem Klima bei verwandter Tierbevölkerung jener Größenunterschied an vielen homöothermen Tieren gleichzeitig bemerkbar wird. So zeigen die Faunen von Südost-Australien und Tasmanien große Ähnlichkeit in der Zusammensetzung; aber das Temperaturmittel, das an der Südküste Australiens noch + 16° beträgt, sinkt in Tasmanien bis auf + 11°, und ein so wärmeliebendes Tier wie der fliegende Hund (*Pteropus*) kommt wohl auf dem Festland, aber nicht auf der Insel vor. Eine große Anzahl von Säugern und Vögeln erreichen nun in Tasmanien bedeutendere Größe als in Australien[48]): das Schnabeltier (*Ornithorhynchus*) ist größer als auf dem Festland, ebenso der Ameisenigel (*Echidna*), der in Tasmanien auch einen reicheren Pelz besitzt; das tasmanische Riesenkänguruh (*Macropus giganteus fuliginosus*) übertrifft das des Festlands etwas an Größe und hat einen rauheren Pelz; ähnliches gilt für *Trichosurus vulpecula*. Für Vögel trifft dasselbe ganz allgemein zu; im einzelnen sei auf *Corvus coronoides* hingewiesen[49]), sowie auf die tasmanische Art *Gymnorhina organicum*, die die stellvertretende australische *G. tibicen* wesentlich an Größe übertrifft[50]). Entsprechendes trifft für die Nord- und Südinsel von Neu-Seeland zu. Die Nordinsel hat ein wesentlich wärmeres Klima, mit + 16,6° mittlerer Jahrestemperatur in Auckland, während auf der Südinsel mit ihren bis 3000 m ansteigenden

Gebirgen selbst an der Meeresküste bei Dunedin die mittlere Jahrestemperatur nur 10,4° beträgt. Es sind daher durchweg die gleichen oder stellvertretende Arten auf der Südinsel größer als auf der Nordinsel. So ist es bei den Kiwi-(*Apteryx*-) Arten ebenso wie bei den ausgestorben Moas[51]); es gilt für den Nestorpapagei und für eine ganze Reihe stellvertretender Formen aus den Gattungen *Glaucopis*, *Turnagra*, *Petroeca*, *Miro* und *Sphenoeacus*[52]).

Ja in manchen Gegenden mit extremen Temperaturen kommt es dadurch zu Zentren maximaler oder minimaler Größen ihrer homöothermen Bewohner, so bei Alaska einerseits, bei Somaliland andererseits. Eine Menge von Vogel- und Säugetierarten erreichen in Alaska ihre bedeutendste Größe. Beispiele aus der Reihe der Vögel sind: *Pinicola enucleator* (Länge 227,3 mm gegen 208 in Kanada und 197 in Kalifornien), *Montifringilla tephrocotis griseonucha*[53]) (viel größer als *M. t. tephrocotis* im inneren Nordamerika), *Otocoris alpestris* (vgl. oben S. 392), der Kibitzregenpfeifer *Squatarola squatarola*[53]), der Alpenstrandläufer *Erolia alpina*[53]), *Macrorhamphus griseus*[53]) und die Raubmöve *Stercorarius parasiticus*. Von Säugern seien genannt: der Elch (*Alce gigas*), unter den Raubtieren *Ursus middendorfi*, „der größte aller lebenden Bären", der Fjelfraß *Gulo kamschatkensis*, der Fuchs *Vulpes harimanni*[54]) und *Putorius cigognani*, von Nagern *Zapus hudsonicus* und der Schneehase *Lepus timidus tschuktschorum*, und die Spitzmäuse *Sorex personatus* und *S. obscurus*. Als Ausnahmen wären das Eichhorn *Sciurus hudsonius* und die Bisamratte *Fiber spatulus* zu nennen, Tiere, die sich warme Winterquartiere anlegen. — Auf der anderen Seite finden wir in dem heißen Somaliland ein Zentrum von Zwergformen. Von Vögeln werden 40 Arten aus den verschiedensten Gruppen als Auswahl angeführt, die hier kleiner sind als in den Nachbargebieten: 3 *Turtur*, 1 *Francolinus*, 2 Raubvögel, 2 *Indicator*, 1 *Barbatula*, 1 *Colius*, 1 *Halcyon*, 2 *Laniarius*, 2 *Estrilda*, 2 *Serinus*, 2 *Anthreptus* usw.[55]). Von Säugern lebt hier das kleinste Erdferkel (*Orycteropus afer*), ein sehr kleiner Hyänenhund (*Lycaon somalicus*) und ein Zwergleopard (*Felis pardus nannopardus* (Schädellänge 166 mm gegen sonst 254—287 mm!)[56]); auch das Spitznashorn (*Diceros bicornis*) ist hier entschieden kleiner als das in Britisch- und Deutsch-Ostafrika vorkommende[57]).

Von besonderer Wichtigkeit ist es ferner, daß in kalten Klimaten bei Säugern die wärmeabgebende Oberfläche durch Verkleinerung der Anhänge, der Ohrmuscheln und des Schwanzes, durch Verkürzung des Halses und der Beine, im ganzen durch gedrungene Zusammenfassung der Gestalt vermindert wird. Säuger mit so bedeutender Oberfläche wie die Fledermäuse sind in der Hauptsache Bewohner der warmen Gegenden. Die fliegenden Hunde (Macrochiroptera) gehören sämtlich den Tropen an. Von den 16 Familien der Mikrochiroptera beschränken sich 9 vollständig auf die Tropen, 4 sind tropisch und subtropisch verbreitet, nur 3 ragen in die gemäßigten Gürtel hinein, und von diesen hat die große Familie der Vespertilioniden von ihren 33 Gattungen nur 10 in gemäßigten Breiten[58]). — Von Bedeutung ist die Verbreitung der Mäuse. Die Wühlmäuse (Arvicoliden) mit kurzen,

fast im Pelz verschwindenden Ohren und kurzem Schwanz, sind nur nördliche Tiere, während die echten Mäuse (Muriden) mit langen Ohren und über körperlangem Schwanz, wärmere Gegenden lieben. Im Norden gehen die Arvicoliden über den Polarkreis, so in Finmarken[59]), und in Sibirien läßt *Microtus terrestris* die Wanderratte (*Mus decumanus*) (bis Jenisseisk) weit hinter sich; in den Alpen überschreitet *Arvicola nivalis* die Firngrenze, unter der *Mus sylvaticus* zurückbleibt. In Kanada kommen 11 Wühlmäuse neben 2 Muriden vor, in Kalifornien nur 3 neben 31 anderen Mäusen. In der Sahara finden sich 8 Muriden, aber keine Arvicoliden. — Die Ohren der Hasen nehmen nach Norden an Länge ab: die afrikanischen Hasen sind schmächtig und haben auffallend große Ohren, und andererseits hat der Schneehase (*Lepus timidus*) weit kürzere Ohren als unser Feldhase (*Lepus europaeus*), auch kürzere als der Alpenschneehase (*L. varronis*). Das gleiche Bild zeigt sich in Nordamerika. Die Eselhasen (*Macrotolagus*), von Nebraska südwärts, haben Ohren, die fast ein Drittel der Körperlänge messen; beim Präriehasen (*L. campestris*), von Kansas bis Ost-Kanada, haben

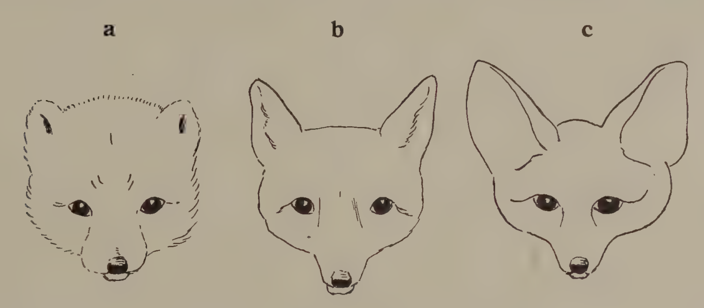


Abb. 112. Kopf von a) Eisfuchs (*Canis lagopus*), b) unserem Fuchs (*C. vulpes*) und c) Wüstenfuchs (*C. cerdo*).

die Ohren Kopflänge, beim veränderlichen Hasen (*L. americanus*), der bis 40—45° nördl. Br. südwärts reicht, sind die Löffel kürzer, und noch kürzer beim Polarhasen (*L. arcticus*). — Vom Hamster (*Cricetus*) sind die Ohren bei belgischen Stücken länger als bei sächsischen und hier wieder länger als beim Uralhamster[60]). — Den Größenunterschied der Ohren beim Wüstenfuchs (*Canis cerdo*), dem europäischen Fuchs (*C. vulpes*) und dem Eisfuchs (*C. lagopus*) zeigt Abb. 112. — In Sibirien sind bei Wildschwein, Hirsch, Reh, Fuchs und Wildkatze die Ohren relativ kleiner, ja oft absolut kleiner als bei den kleineren deutschen Formen[61]); ebenso ist der Schwanz des sibirischen Rehes kürzer als der unseres Rehes. — Den Unterschied in der Oberflächenentwicklung bei einer Antilope aus kaltem und warmem Klima zeigt Abb. 113, die keiner Erläuterung bedarf. Auch bei *Gazella picticauda*, die in 4000—5000 m Meereshöhe im Himalaya vorkommt, haben wir gegenüber der in der Ebene Nord- und Mittelindiens lebenden *G. benetti* dieselben Unterschiede: bei etwa gleicher Länge steht das Gebirgstier niedriger, hat kürzere Ohren und kürzeren Schwanz[62]), wie die Tabelle zeigt:

	Körper-länge	Schulter-höhe	Schwanz-länge	Ohren-länge
G. picticauda	109 cm	61 cm	19 mm	127 mm
G. bennetti	106 „	66 „	215 „	152 „

Schließlich sei noch der in Abessynien in Höhen von 3000—3700 m lebende Affe *Cercopithecus djamdjamensis* erwähnt, der sich durch äußerste Kürze des Schwanzes vor seiner in wärmerer Umgebung lebenden Verwandtschaft auszeichnet[63]). Solche Beispiele ließen sich beliebig häufen.

Durch Versuche ist nachgewiesen worden, daß bei manchen Säugern durch unmittelbare Einwirkung die Körperanhänge verlängert werden. Bei der Aufzucht von Mäusen und Ratten in hoher Tempe-

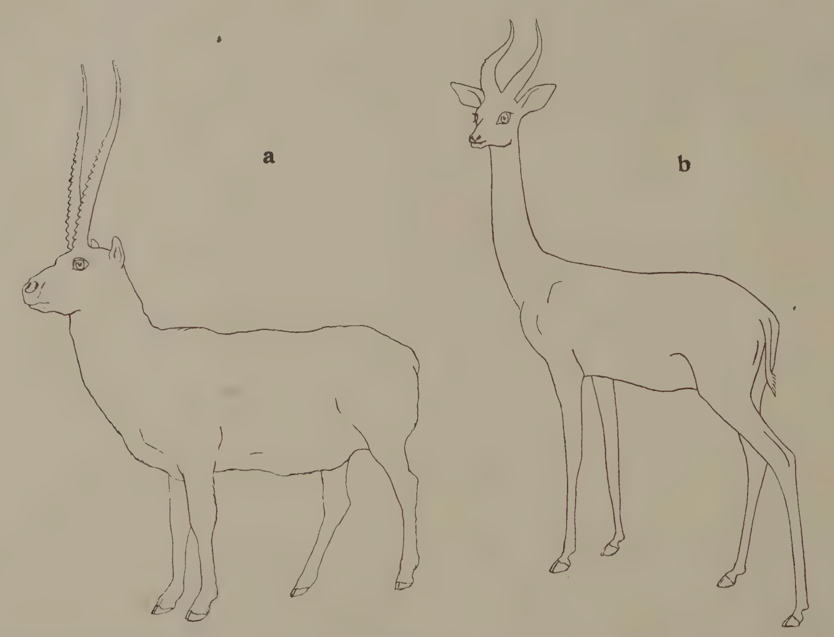


Abb. 113. Antilope a) aus Hochtibet, der Tschiru *(Pantholops hodgsoni)* und b) aus Somaliland, die Giraffengazelle *(Lithocranius walleri)*; vgl. die Länge von Ohren, Hals, Beinen und Schwanz! Nach Brehms Tierleben.

ratur bekamen die Versuchstiere bei verminderter Körpergröße längere Ohrmuscheln und einen verlängerten Schwanz. Es ist eine Erfahrung der Kaninchenzüchter, daß durch konstante Stallwärme von 15° das Wachstum der Hängeohren begünstigt wird und deshalb solche Zuchten im geheizten Stall oder nur im Sommer vorgenommen werden müssen[64]). Es können also die besprochenen Anpassungen auch bei freilebenden Tieren eine Folge unmittelbarer Einwirkung der Temperatur sein.

Die durch Strahlung abgegebene Wärme muß durch Steigerung des Stoffwechsels ersetzt werden. Die Zerkleinerung der Nahrung durch den Muskelmagen der Vögel oder das Gebiß der Säuger beschleunigt die Verdauung der Nährstoffe und ermöglicht damit häufigere

und reichlichere Nahrungsaufnahme; das bildet die Grundlage für die erhöhte Binnentemperatur. Eine Steigerung der Körperwärme bewirkt wiederum Beschleunigung der Verdauung, und das gestattet wiederum reichlichere Nahrungszufuhr und so fort, so daß schließlich das Optimum der Binnentemperatur erreicht werden konnte[65]). Bei niedrigerer Außentemperatur muß mehr Wärme durch den Stoffwechsel erzeugt werden; ein Kanarienvogel produziert, wenn er ruhig im Halbdunkel sitzt, bei 22,3 ^{0} pro kg und Stunde 319 Kalorien, bei 14 ^{0} 992 Kalorien [Groebbels[66])]. Bedingung ist genügende Nahrungsmenge. Zu Zeiten äußeren Nahrungsmangels müssen Speicherstoffe wie Fett und Glykogen „verbrannt" und dadurch Wärme erzeugt werden. Für kleine Tiere kann aber die Wärmeabgabe bei niederer Temperatur so groß werden, daß sie trotz beständiger Nahrungsaufnahme nicht genügend Brennstoff zur Aufrechterhaltung ihrer Körpertemperatur beschaffen können. L. Lapicque[66]) fand beim Vergleich dreier verschieden großer Vögel, der Haustaube (390 g Körpergewicht), der kleinen Taube *Geopelia striata* (48 g Körpergewicht) und des Webervögelchens *Estrilda astrild* (7,5 g Körpergewicht), daß die Wärmeabgabe, auf 1 kg Vogel berechnet, der Reihe nach 144, 344 und 1020 Kalorien ausmacht und der tägliche Nahrungsbedarf, ebenso berechnet, 48, 132 und 390 g beträgt. Bei *Estrilda* wird $^2/_3$ der aufgenommenen Nahrung für Wärmeerzeugung verbraucht; bei Herabsetzung der Temperatur auf 15 ^{0} reicht die Kürze unserer Wintertage nicht mehr aus zu genügender Nahrungsaufnahme für das Tierchen; trotz beständigen Fressens magert es ab und stirbt Hungers; dagegen ist es bei einer Temperatur von 30—35 ^{0} lebhaft und gedeiht. Verlängert man durch künstliche Beleuchtung die Freßzeit um 2—3 Stunden, so hält es eine Temperatur von 14 ^{0}, ja selbst von 13 ^{0} aus. Es ist für Homöotherme eine gewisse Mindestgröße notwendig, um in kalten Gegenden leben zu können; ein eigenwarmes Tier von der geringen Größe kleiner Kolibris ist nur in den Tropen möglich.

Steigerung des Stoffwechsels aber stellt erhöhte Anforderungen an das Herz; denn mit erhöhter Nahrungs- und O_2-Aufnahme und vermehrter Abscheidung von Stoffwechselprodukten ist ein beschleunigter Blutumtrieb verbunden und das bedeutet eine größere Herzarbeit. Das Herz vermag sich durch Größenzunahme in gewissen Grenzen an gesteigerte Ansprüche anzupassen. So hat der Feldsperling (*Passer montanus* ♂) in St. Petersburg ein Herz von 15,74 ‰ des Körpergewichts, in Norddeutschland von 14,0 ‰, in Süddeutschland (Tübingen) von 13,1 ‰. Ähnliches läßt sich für Eichhörnchen (*Sciurus*) nachweisen, deren relatives Herzgewicht von 5 ‰ am mittleren Neckar auf 5,9 ‰ im Schwarzwald, 6,2 ‰ in Ostpreußen und 6,5 ‰ im Brockengebiet ansteigt. Die im Winter nach Deutschland kommenden Tundravögel haben alle ein höheres relatives Herzgewicht als ihre hier lebenden nächsten Verwandten von gleicher Größe: der Rauchfußbussard (*Archibuteo lagopus*) gegenüber dem Bussard (*Buteo buteo*) 8,35 : 7,1 ‰, der Merlinfalke (*Falco aesalon*) gegenüber dem Lerchenfalken (*F. subbuteo*) 16,5 : 11 ‰, die Sumpfohreule (*Asio accipitrinus*) gegenüber der Wald-

ohreule (*Asio otus*) 9,8 : 8,1 ‰, die Schnee-Eule (*Nyctea scandiaca*) gegenüber dem Uhu (*Bubo bubo*) 9,1 : 4,7 ‰. Ähnliches gilt für Standvögel unserer Breiten, die sich hier der Winterkälte aussetzen, gegenüber verwandten Zugvögeln: das relative Herzgewicht des Raubwürgers (*Lanius excubitor*) ist größer als das des Dorndrehers (*L. collurio*) [16,4 : 10,8 ‰], und ebenso ist es bei dem bei uns überwinternden Männchen des Buchfinken (*Fringilla coelebs*) größer als bei dem ziehenden Weibchen [14,3 : 12,8 ‰][67]).

Die höchste Temperatur, die von Lebewesen dauernd ertragen werden kann, liegt bei 40—45°. Die höchste Lufttemperatur, die auf der Erde vorkommt (z. B. in Mesopotamien) ist 50°; aber nur an wenigen Orten hält sie sich längere Zeit auf solcher Höhe, auch nur 12 Stunden lang, und im Schatten erreicht sie diese Höhe nicht. So gehen denn Tiere, die der unverminderten Einwirkung der Tropensonne für einige Zeit ausgesetzt werden, schnell zugrunde. Ein einfaches Mittel der Sammler, um große Krokodile ohne Beschädigung schnell abzutöten, besteht darin, sie eine Zeitlang der vollen Tropensonne auszusetzen, und im Antwerpener zoologischen Garten gingen Straußen zugrunde, weil sie sich vor der Besonnung nicht schützen konnten[68]). So sind denn die Tiere allgemein genötigt, während großer Hitze Schatten aufzusuchen. Für homöotherme Tiere ist die Vermeidung von Überhitzung besonders schwierig, da ihre Eigentemperatur dem Pessimum sehr nahe liegt, und jede lebhafte Bewegung schon eine Steigerung der Temperatur herbeiführt, die gefährlich wird, wenn nicht durch Wärmeabgabe eine Abkühlung eintritt.

Die Abkühlung des Körpers wird während der heißen Zeit in vielen Fällen durch Aufsuchen des Wassers erreicht, so bei den Büffeln, dem Wasserbock, Nashorn, besonders ausgesprochen beim Nilpferd *(Hippopotamus)*. In Australien werden die Kaninchen während der heißen Jahreszeit am Rande von Wasserlöchern, nur den Kopf über Wasser, beobachtet[69]). Der Elefant liebt es, sich mit Wasser zu überspritzen. Viele Tiere suchen während großer Hitze Baumschatten oder Höhlen auf, vermeiden anhaltende Bewegung, schlafen. Zur Förderung der Wärmeabgabe bei hoher Temperatur erweitern sich reflektorisch die Hautkapillaren, so daß reichere Blutmengen an die Körperoberfläche gebracht werden; beim Kaninchen dienen besonders die Ohrmuscheln, bei Ratten der nackte Schwanz als Wärmeregulatoren. Ein sehr wirksames Mittel, die Körpertemperatur herabzusetzen, besteht in der Verdunstung von Wasser, das sehr hohe latente Verdunstungswärme besitzt; 1 g Wasser, das verdunstet, entzieht dem Körper mehr als 500 Kalorien. Der Hauptweg für die Wasserverdunstung ist die Atmung. Das beschleunigte Atmen des Hundes bei starker Erhitzung unter Öffnung des Mauls und Heraushängen der Zunge ist bekannt; ähnliches schnelles Atmen unter Öffnen des Mauls wurde bei Fledermäusen beobachtet[70]). Auch wechselwarme Tiere benutzen dies Mittel der Abkühlung; bei der Eidechse und dem Dornschwanz *(Uromastix)* wurde beobachtet, daß sie sich in der Sonne binnen 30 Minuten von 17° auf 38° erwärmen; bei 39° Binnentemperatur steigt die Atem-

frequenz plötzlich von 70—80 auf 180—360 in der Minute, wobei das Tier das Maul öffnet. Eine besondere Eigentümlichkeit mancher Säuger ist der Besitz reicher Mengen von Knäueldrüsen in der Haut, so bei Huftieren, Fledermäusen und Primaten; andere haben nur beschränkte Mengen davon, besonders auf den Sohlenballen. Bei manchen Arten, z. B. dem Pferde und dem Menschen, werden die Knäueldrüsen derart modifiziert, daß sie reichlich Flüssigkeit (Schweiß) absondern und so der Herabsetzung der Körpertemperatur dienstbar werden [71]. Bei hoher Sättigung der Luft mit Wasserdampf verdunstet das Wasser nur langsam; dann versagen diese Mittel der Abkühlung.

Trotz der inneren Stenothermie der homöothermen Tiere darf man aber nicht annehmen, daß sie äußerlich alle eurytherm seien, also weite Schwankungen der Temperatur ertragen. Die Mittel für die Erhaltung der Binnenwärme können eben recht verschieden ausgebildet sein. Daher gibt es neben eurythermen auch hier stenotherme Formen, und zwar wärmeliebende und kälteliebende. Stenotherm wärmeliebend sind Geier, Astrild (vgl. S. 399), Büffel, Giraffe, Zwergmoschustier, Nilpferd, Menschenaffen; stenotherm kälteliebend sind Irbis (*Felis uncia*), Steinböcke, Lamas. Dagegen findet man allerdings unter den Homöothermen weit zahlreichere eurytherme Formen als unter den Pökilothermen. Von besonders eurythermen Tieren nenne ich z. B. den Steinschmätzer (*Saxicola*), der ebenso in Grönland wie auf den heißen Ebenen Spaniens lebt, den Elefanten, der in Afrika hoch ins Gebirge geht, das zweihöckrige Kamel, das in der Wüste Gobi Temperaturextreme von -37^{0} und $+38^{0}$ ertragen muß [72], den Tiger, dessen Verbreitung von den Sundainseln bis zum Amur reicht oder den Puma, der von Canada bis Patagonien vorkommt. Die Homöothermen sind damit bis zu einem gewissen Grade von einem Hauptfaktor des Klimas, der Temperatur, unabhängig. So konnten Forscher, die ihren tiergeographischen Betrachtungen ausschließlich oder vorwiegend homöotherme Tiere zugrunde legten, wie Wallace oder Heilprin, zu der Vorstellung kommen, daß die fast vollständige Ähnlichkeit zweier Gebiete in Klima und äußeren Bedingungen keine Ähnlichkeit in der Tierwelt zur Folge habe [73].

Wenn oben ausgeführt wurde, daß hohe Temperatur bei Vögeln und Säugern Verringerung der Körpergröße bewirke, so kann nicht scharf genug betont werden, daß das nur für homöotherme Tiere gilt. Die Pökilothermen sehen wir im Gegenteil gewöhnlich in wärmeren Klimaten bedeutendere Größe erreichen. So ist die südspanische Form des Segelfalters (*Papilio podalirius*) durch besondere Größe ausgezeichnet; bei dem Landkärtchen (*Araschnia levana*) übertrifft die Sommerform (var. *prorsa*) die Frühjahrsform an Größe; die transalpinen Falter von *Syntomis phegea* sind bedeutend größer als die mitteleuropäischen, die calabrischen größer als die oberitalienischen [74]. Der Laubfrosch (*Hyla arborea*), der bei uns 35—40 mm mißt, wird im Süden 50 mm lang, ja die Erdkröte (*Bufo vulgaris*), von der bei uns Stücke von 100—110 mm schon selten sind, erreicht in Süditalien 140—160—200 mm Länge. Ähnliche Unterschiede bei Reptilien wurden schon auf S. 388 angeführt.

Auch auf die Färbung der Tiere hat die Temperatur einen Einfluß, wie sich schon aus dem Vorkommen von Saisondimorphismus bei Schmetterlingen und einzelnen anderen Insekten (z. B. der Kohlwanze *Strachia oleracea*) entnehmen läßt. Dieser Einfluß ist aber durchaus nicht gleichsinnig; die Wärme kann verdunkelnd wirken, z. B. beim Dukatenvogel *Polyommatus phlaeas*, oder auch aufhellend, wie bei *Papilio*-Arten. Eine einwandfreie Entscheidung über die Ursache von Farbvarietäten in verschiedenen Klimaten läßt sich aber, bei der Komplexität der klimatischen Bedingungen, nur auf Grund von Versuchen geben, und solche sind fast ausschließlich an Schmetterlingen gemacht worden. Durch Einwirkung erhöhter oder herabgesetzter Temperaturen auf die Puppe bald nach der Verpuppung hat man in vielen Fällen bei mitteleuropäischen Schmetterlingen Flügelfärbungen hervorrufen können, wie sie südliche bzw. nördliche Varietäten der Art aufweisen. So ergab Wärmewirkung auf unsere *Polyommatus phlaeas* schwarz bestäubte Formen, wie sie als var. *eleus* bei Neapel fliegen; die zweite Generation des Schwalbenschwanzes *Papilio machaon* kann durch Wärme so verändert werden, daß sie der in Syrien fliegenden zweiten Generation dieses Falters gleicht. Wärmebehandlung des kleinen Fuchses (*Vanessa urticae*) ergibt die in Sardinien fliegende var. *ichnusae*, Kälteeinfluß erzeugt die var. *polaris*, die in Lappland lebt. Beim Apollofalter (*Parnassius apollo*) erhält man durch Kältewirkung die verdunkelte Gebirgsform *brittingeri*. Durch Vergleichung der Farbe verwandter Vögel aus verschiedenen Klimaten kommt Görnitz[75]) zu einer Analyse der Temperatureinwirkungen. Die Pigmente der Vogelfedern (Melanine und Lipochrome) unterscheiden sich durch ihr Verhalten gegen verschiedene Temperaturen. Die Melanine (schwarze, braune bis lehmgelbe Pigmente) erfahren durch erhöhte Temperatur eine Vermehrung, durch niedere Temperatur eine Verminderung (ebenso durch Trockenheit); von den Lipochromen werden die gelben (Zooxanthine) durch Wärme etwas vermehrt, durch extreme Kälte vermindert, die roten (Zoonerythrine) dagegen sind sehr beständig. Die Abhängigkeit der Färbungen von den Außenbedingungen gibt uns eine Erklärung dafür, daß Stand- und Strichvögel, die jahrein jahraus dem gleichen Klima ausgesetzt sind, viel mehr zur Bildung geographischer Formen neigen als Zugvögel, und diese wieder um so weniger, je kürzer sie in ihrem Brutgebiet verweilen, d. h. je ausgesprochener ihre Zugvogelnatur ist. So kommen bei Hartert (*Vögel) auf jede Stand- und Strichvogelart im Durchschnitt 9,6 geographische Formen, auf jeden schon im März ankommenden Zugvogel 6,1, auf einen im April ankommenden 3,1, auf einen erst im Mai kommenden 2,0 solche Formen. In den meisten Fällen werden freilich neben der Temperatur noch andere Ursachen wirksam sein, wie Feuchtigkeit, Licht und vielleicht zuweilen auch die Nahrung.

Das Licht hat auf Lufttiere eine viel stärkere Wirkung als auf Wassertiere, da im Wasser schon in verhältnismäßig geringer Tiefe die Intensität der Lichtstrahlen erheblich abgenommen hat. Vor allem steht die Färbung der Tiere mit der Lichtintensität in einem gewissen

Zusammenhang; das Licht wirkt da mindestens auslösend auf die Entstehung von Farbstoffen. Höhlentiere sind ja fast immer farblos; aber Grottenolme (*Proteus*), die man im Aquarium auch nur schwachem Tageslicht aussetzt, werden bald dunkelbraun, während das bei den echten Albinos, z. B. albinotischen Axolotln, nicht geschieht. Daß durch die Hautpigmentierung die inneren Organe vor der Einwirkung starken Lichtes, vor allem der chemisch wirksamen kurzwelligen Strahlen geschützt werden, ergibt sich aus einer Reihe von Beobachtungen an Haustieren. Weißscheckige Rinder, die mit Buchweizen gefüttert wurden, bekommen bei freiem Weidegang in direktem Sonnenlicht Ausschläge an den weißen Hautstellen, eine Erkrankung, die sich bis zum Absterben jener Hautstücke, fiebrigen Erscheinungen und Zeichen von Gehirnreizung steigern und schließlich mit dem Tode enden kann. Weiße Mäuse vertragen Fütterung mit Buchweizen in der Dunkelkammer gut, gehen aber bei hellem Tageslicht schnell zugrunde. Es entstehen offenbar Gifte durch Vermittelung von Stoffen, die aus dem Buchweizen stammen und vielleicht als Sensibilatoren wirken[76]), d. h. die Energie der kurzwelligen Strahlen vermehren. Ebenso gehen in Florida weiße Hausschweine zugrunde, die auf den Weiden die dort wachsende Farbwurzel *Lachnanthes* fressen; schwarze sind jedoch immun dagegen[77]). Zersetzungen im Blut (Hämatoporphyrin?) durch die intensive Wirkung der Tropensonne sind es wohl auch, die für blonde Europäer die dauernde Ansiedlung in den Tropen unmöglich machen. Der Schutz, den das Hautpigment gegen das Eindringen von Strahlen in das Innere des Körpers bildet, wird oft noch verstärkt, z. B. beim Menschen, durch Pigmentierung der Hüllen des zentralen Nervensystems, und zwar ist bei brünetten Europäern und braunen Ägyptern das Pigment in der Pia Mater reichlicher als bei schwarzfarbigen Rassen, z. B. Sudannegern[78]). Sonnenliebende Echsen wie *Lygodactylus picturatus* und unsere Lacerten haben ein schwarzpigmentiertes Peritoneum, während es bei solchen mit nächtlicher Lebensweise, wie dem Gecko *Hemidactylus turcicus*, unpigmentiert ist[79]). Das dauernde Leben unter direkter Besonnung wird also nur durch bestimmte Schutzanpassungen ermöglicht; Amphibien und Reptilien, die sich häufig sonnen (*Hyla*, *Lacerta*), besitzen Schutz gegen das Eindringen ultravioletten Lichtes in den Körper[80]).

Die Bedeutung des Luftdrucks und seiner Verschiedenheiten für die Tierwelt kommt nur für Tiere des Hochgebirges in Betracht und wird im Kap. XXIV besprochen werden.

Starke Luftbewegung übt in besonderer Weise eine auslesende Wirkung auf die Tiere, und zwar werden davon die Flugtiere, die Insekten, Vögel und Fledermäuse, betroffen. Heftiger Wind verschleppt Flugtiere, wenn sie sich nicht, wie das dann oft geschieht, am Boden halten. Jeder heftige Landwind überliefert Milliarden von Küstenschmetterlingen dem Meere, und wenn dann plötzlich Seewind einsetzt, werden ihre Leichen in Mengen an das Ufer geschwemmt. Auf den friesischen Inseln fehlen zahlreiche Insekten, die an der benachbarten Küste vorkommen, wohl wegen der Auslese, die die Sturmwinde üben,

z. B. die Schmetterlinge *Pieris*, *Hipparchia*, *Vanessa* und die Fliegen *Eristalis*, *Anthrax*, *Empis*[81]). In Grönland zeigen der schmale Küstensaum und die Schären wegen der beständigen Winde große Armut an Insekten gegenüber dem apern Gebiet, besonders auf den 700—800 m hohen Plateaus. In Gegenden, wo starke Winde andauern, sind bestimmte Eigentümlichkeiten bei Flugtieren zu beobachten: entweder muß das Flugvermögen stärker werden, oder, was häufiger ist, es wird ganz zurückgebildet. Auf ozeanischen Inseln sind fliegende Insekten im Vergleich zu den Kontinenten selten, und damit auch insektenfressende Fledermäuse; fruchtfressende kommen vor. Die wenigen Fledermausarten der Azoren und Bermudas-Inseln haben in ihrem kräftigen Körperbau und in der Behaarung der Flügel und der interfemoralen Membran Eigenschaften, die ihnen eine größere Widerstandskraft verleihen[82]). Auf den waldlosen stürmischen Faröern hat der dort als Standvogel vorkommende Star (*Sturnus vulgaris*) längere Flügel, bei denen die erste Schwinge länger und stärker ist, und einen längeren Schwanz als seine Artgenossen anderswo[83]). Die Gewohnheit der Tagfalter, sich in der Luft zu begatten, bringt diese in viel stärkere Abhängigkeit von den Windverhältnissen als andere Insekten; daher finden sich auf flachen Inseln wie den Marshall-Inseln nur zähe und starkfliegende Schmetterlinge[84]). 19 der schönsten Schmetterlingsgattungen von Ega am Amazonenstrom mit gegen 100 Arten, die dort in der unbewegten Luft fliegen können, kommen im Bereich der Seewinde weiter flußabwärts nicht vor[85]). Am auffälligsten aber ist das häufige Vorkommen von Insekten mit mehr oder weniger zurückgebildeten Flügeln in stürmischen Gebieten. Die in Island zur sturmreichen Winterzeit als Imago lebenden Schmetterlinge haben ungeflügelte Weibchen, und in Patagonien werden auch Schmetterlingsweibchen ungeflügelt, deren Verwandte in anderen Ländern fluggewandt sind[86]). Auf der unaufhörlich umstürmten Popof-Insel wurde von der Harriman-Alaska-Expedition die Schnake *Tipula septentrionalis* mit ganz kleinen, untauglichen Flügeln gefunden, während sie in anderen Gegenden normale Flügel hat. Auf den subantarktischen Inseln, wie den Kerguelen und Crozet-Inseln, Süd-Georgien und Auckland-Inseln, wo sturmfreie Tage Ausnahmen sind, ist die Mehrzahl der Insekten flügellos oder hat verkürzte Flügel, auch Formen aus solchen Gruppen, die sonst meist geflügelt sind, wie Schmetterlinge, Fliegen und Käfer; z. B. haben auf den Crozet-Inseln von 17 Insektengattungen nur 3 gut ausgebildete Flügel, 14 sind flügellos oder rudimentär geflügelt (vgl. Kap. XXVI).

Andererseits werden die Luftströmungen von manchen Vögeln in den Dienst der Bewegung gestellt. Aufsteigende Luftströme bilden eine Erleichterung für den Flug, da sie den Vogel, je nach ihrer Stärke ganz oder doch teilweise, tragen und damit ihm Flugarbeit ersparen, die dann nötigenfalls in den Dienst der horizontalen Bewegung gestellt werden kann und so die Fluggeschwindigkeit vergrößert. Die Wirkung solcher aufsteigenden Luftströmungen läßt sich an Steilküsten bei Seewind beobachten wo die an den Abfall stoßende

Luftströmung nach oben abgelenkt wird; dort sieht man regelmäßig die Möven ohne Flügelschlag schwebend dahinziehen. Aufsteigende Luftströmungen sind stets an den Stellen barometrischer Minima vorhanden, die an manchen Orten, z. B. an der Ostküste der Adria oder über dem tyrrhenischen Meer, nahezu stationär sind. In engerer örtlicher Beschränkung entstehen aufsteigende Luftströmungen bei Sonnenbestrahlung dort, wo nebeneinander Stellen mit verschiedener Erwärmung des Untergrunds liegen, etwa Wald, der sich langsam erwärmt und langsam abkühlt und Grasland oder Acker, die sich schneller erwärmen und abkühlen, oder Wasser und Land, die in ähnlichem Gegensatz stehen; dann steigt bei Tag die Luft über dem Land, bei Nacht über dem Wald oder dem Wasser nach oben. Besonders an Meeresküsten und in Flußtälern werden daher solche Luftströmungen



Abb. 114. Die drei Hauptvogelzugstraßen Mitteleuropas: - - - - - die westliche Küstenstraße, ·········· die italienisch-spanische Zugstraße, — — — — die adriatisch-tunesische Zugstraße. Nach F. v. Lucanus.

häufig vorhanden sein. Es ist nicht unwahrscheinlich, daß gerade deshalb solche Strecken von den Zugvögeln als Wanderstraßen gewählt werden, weil sie besonders wegsame Streifen im Luftozean darstellen und sich geradezu als Straßen darbieten [87]). So ziehen ja gewaltige Vogelmassen aus verschiedenen Arten unabhängig voneinander gleiche Wege (Abb. 114), in der alten Welt vor allem entlang den Küsten Skandinaviens, der Ost- und Nordsee, Spaniens, Italiens, der Balkanhalbinsel und Syriens, oder folgen dem Rhein, der Weichsel, der Donau, dem Nil, in Amerika dem Mississippi. Das Zugstraßenproblem wird damit zum Teil ein meteorologisches.

An Gebiete mit nahezu beständiger Luftbewegung ist in ihrer Verbreitung die Ordnung der Sturmvögel (Tubinares) geknüpft. Diese

gewaltigen Segler, wie Albatros (*Diomedea*) und Eissturmvogel (*Fulmarus*) sind auf den Wind angewiesen und vermögen auch die lebendige Kraft des horizontal wehenden Windes, der durch das Heben und Senken der Wellenberge und -täler abgelenkt und unregelmäßig gemacht wird, in den Dienst ihrer Bewegung zu stellen. In den Kalmen fehlen sie. Bei Windstille sieht man diese Vögel auf dem glatten Meeresspiegel ruhen; keiner fliegt, und wenn einer aufgescheucht wird, merkt man, wie ihn der Ruderflug anstrengt. Bei Wind aber sind alle in Bewegung.

Nur an wenigen Stellen der Erde zeigt das Klima beständig den völlig gleichen Charakter, so in Höhlen oder im Dunkel des tropischen Regenwaldes, wo jeglicher periodischer Wechsel von Witterungserscheinungen ganz oder fast ganz fehlt. Im übrigen führt schon der Wechsel von Tag und Nacht eine periodische Änderung herbei im Wechsel von Sonnenbestrahlung und Dunkelheit, von Erwärmung und Abkühlung, von geringerer oder größerer Luftfeuchtigkeit. Das ist von wesentlichem Einfluß auf das Tierleben. Während Tiere, die sich durch den Geruchssinn leiten lassen, wie manche Insekten (z. B. die Bombyces unter den Schmetterlingen, die Lamellicornier unter den Käfern) und die Säuger, von der Beleuchtung unabhängig sind und bei Nacht wie bei Tag ihrer Nahrung nachgehen können, sind solche Tiere, die in der Hauptsache auf die Orientierung durch die Augen angewiesen sind, wie unter den Insekten die Libellen und Fliegen, unter den Wirbeltieren fast alle Vögel, bei Dunkelheit zur Ruhe gezwungen. Die nach der geographischen Lage wechselnde Dauer des Tages beeinflußt daher auch ihre Lebensbedingungen wesentlich.

Sehr deutlich ist oft der Unterschied in der Temperatur zwischen Tag und Nacht. In einem großen Teil der Tropen übertrifft die Amplitude der täglichen Temperaturschwankung mit 6° die Schwankung der Monatsmittel, die vielfach nur etwa 2° beträgt (in Batavia Tagesschwankung um 5,2—7,7°, Monatsmittel zwischen 25,3° und 26,4°), so daß man wohl gesagt hat, daß „die Nacht der Winter der Tropen" sei. In der Sahara aber und den amerikanischen Wüsten kann der Temperaturunterschied zwischen 3 Uhr nachmittags und 3 Uhr nachts mehr als 50° betragen — dies Herabsinken macht die Wüsten erst für Homöotherme bewohnbar. Die größere Feuchtigkeit der Nacht, die sich in Taufall äußert, bietet manchen stenohygren Feuchtlufttieren die Möglichkeit des Bestehens in Gegenden, wo der Tag ihnen nicht die nötigen Bedingungen bieten könnte. Schnecken, die sich bei Tag verkrochen haben, kommen nachts hervor — die spanischen Caracoleros sammeln ihre Schneckenausbeute zu Speisezwecken nachts mit der Laterne an Stellen, wo man bei Tag keine Schnecke findet. Ähnlich ist es mit Regenwürmern, von denen man des morgens nur noch die Kriechspuren sieht. Manche stenohygre Insekten, z. B. Culiciden oder Perliden, fliegen nur bei Nacht und nach Regen, weil dann die Vertrocknungsgefahr gering ist. Ebenso wandern Salamander, Kröte, Grasfrosch u. a. hauptsächlich bei Nacht umher. So ermöglicht der periodische Wechsel der Bedingungen, wie er durch die Erdrotation veranlaßt

wird, vielen Tieren das Vorkommen in bestimmten Gegenden, die ihnen zeitweise ungünstig und feindlich sind. Schließlich spielt der Wechsel von Hell und Dunkel insofern eine Rolle im Kampfe ums Dasein, als er vielen Tieren gestattet, nebeneinander zu bestehen, indem die einen ruhen zu der Zeit, wo die anderen lebhaft sind und so der Wettbewerb zwischen ihnen gemildert wird.

Auf dem größeren Teil der Erdoberfläche kommt zu dieser kurzen Periode noch eine längere, der Wechsel zwischen den Jahreszeiten. Aber es gibt Orte, wo keine derartigen Unterschiede der Witterung im Jahreslaufe eintreten, daß man von Jahreszeiten sprechen könnte, wo Temperatur, Feuchtigkeit, Sonnenbestrahlung fast an einem Tage sind wie am anderen, so daß „die Begriffe Wetter und Klima ineinander übergehen“[88]. Die meisten solchen Orte liegen zwischen den Wendekreisen, in den amerikanischen, afrikanischen, indischen Tropen. Aber es gibt auch anderswo Stellen ohne solche Periodizität: Tasmanien, die Inselwelt Feuerlands und der Westabhang der Cordillere in Patagonien. In solchen Gegenden können die Pflanzen das ganze Jahr hindurch in gleicher Weise vegetieren, der Wald ist beständig grün, ein Vertrocknen der Gewächse gibt es nicht. Und an solchen Stellen ist dann auch die Tierwelt nicht in diesen periodischen Wechsel gebannt: wie in den Höhlen Kubas die Fische das ganze Jahr hindurch in Fortpflanzung sind[89] und in den Grotten Kärnthens sich die Insekten ununterbrochen vermehren[90], so findet man in Tasmanien das ganze Jahr hindurch Kaulquappen[91], und so geht in den Tropen der Lauf des Lebens ohne Unterbrechung weiter.

Mit diesem Fehlen der Periodizität der Jahreszeiten kommt an den meisten Orten der Tropen und ihrer Nachbargebiete eine Fülle anderer optimaler Bedingungen zusammen, hohe Wärme, Lichtfülle und bei dem üppigen Gedeihen des Pflanzenwuchses eine große Menge von Nahrung. Die Pökilothermen genießen hier fast die gleichen günstigen Verhältnisse, wie sie im Innern der Homöothermen als Optimum hergestellt sind. Bei den Homöothermen ist die Wärmeabgabe geringer und damit das Nahrungsbedürfnis vermindert; der Nahrungsbedarf des Menschen z. B. ist um 20% geringer als in unseren Breiten[92]. Die Ausnutzung der pflanzlichen Nahrung durch Wirbellose ist dort viel reichlicher als in den gemäßigten Klimaten; vor allem spielen die gierigsten Pflanzenfresser unter den Insekten, die Geradflügler und die Termiten, eine weit größere Rolle. Daraus ergibt sich eine Reihe von Besonderheiten, die die Tierwelt der Tropen vor jener der gemäßigten und kalten Breiten auszeichnen. Die Tiere sind im allgemeinen größer, farbenprächtiger und überraschen durch unendliche Mannigfaltigkeit der Arten.

Was die Größe der tropischen Tiere anlangt, so liegt das Durchschnittsmaß der Insekten wesentlich höher als in den gemäßigten und kalten Gürteln. Bei Geradflüglern, Libellen, Netzflüglern, Hymenopteren, Käfern, Schmetterlingen und Wanzen überwiegen in heißen Gegenden große Formen, und zwar ebenso in phylogenetisch alten Gruppen (Locustiden, Libellen, Fulgoriden) wie in solchen jüngsten Ursprungs

(Acridier, Tagfalter, Lamellicornier)[93]; die in kälteren Gebieten vorkommenden großen Insekten sind immer noch klein im Vergleich mit den tropischen und meist Relikte aus wärmerer Zeit (*Mantis*, *Locusta*, *Lucanus*, *Saturnia*). Tausendfüßler können bis 28 cm lang werden (*Spirotreptes seychellarum*); unter den Skorpionen erreichen tropische Formen wie *Pandinus imperator* über 17 cm, und die javanische Vogelspinne (*Selenocosmia javanensis*) wird bis 9 cm lang. Auch die Landschnecken bringen es in den Tropen zu viel bedeutenderen Ausmaßen als bei uns. Das Gehäuse von *Achatina schweinfurthi* aus Afrika wird 171 mm hoch, das von *Bulimus garcia-moreni* aus Ecuador mißt 147 mm in der Höhe und 85 mm in der Dicke, und das Tier legt Eier von 51 und 35 mm, also so groß wie die von Birkhuhn oder Lachmöve; bedeutende Größe erreichen auch manche Heliciden wie *Pyrochilus lampas* von den Molukken und *Pleurodonta gigantea* von den Antillen; tropische Arten der Nacktschneckengattung *Vaginula* können beim Kriechen 20 cm lang sein. In den Tropen gedeihen die Amphibien üppiger als bei uns; der größte Frosch, *Rana goliath*, mit 250 mm Kopfrumpflänge, lebt in Südkamerun. Reptilien vollends sind nirgends so groß wie zwischen den Wendekreisen. Hier sind die Krokodile zu Hause; Riesenschildkröten sind auf die Tropen beschränkt; von Echsen erreicht der Leguan (*Iguana tuberculata*) Brasiliens 1,6 m Länge, der Waran *Varanus niloticus* 1,7 m, der indische *V. salvator* sogar 2,4 m; Riesenschlangen sind teils im tropischen Amerika (*Boa*, *Eunectes*), teils in den asiatischen Tropen (*Python*) daheim und werden bis zu 8,3 m lang (*Eunectes murinus*).

Nur für die Homöothermen gilt das nicht in gleicher Weise; sie tragen in sich selbst optimale Bedingungen und leben physiologisch überall in einem Tropenklima. Auch in gemäßigten Breiten können sie bedeutende Größen erreichen. Zwar ist der größte Vogel, der Strauß (*Struthio*), jetzt ein Bewohner der Tropen und Subtropen; aber die gewaltigen Moas Neu-Seelands, die ihn an Größe weit übertreffen, lebten in gemäßigtem Klima, und andere Vögel von gewaltiger Größe, wie der Kondor (*Sarcoramphus*), der amerikanische Strauß (*Rhea*), die großen Pinguine (*Aptenodytes*) und der ausgerottete Riesenalk (*Alca impennis*) sind Bewohner kühler und kalter Klimate. Mammut und Nashorn, die nach der Eiszeit in Europa lebten, nehmen es mit dem Elefanten an Größe auf; Yak (*Poëphagus*) und Wisent (*Bison bonasus*) übertreffen darin die tropischen Rinder wie Arni (*Bos buffelus arni*) und Gaur (*Bibos gaurus*); die Elenantilope (*Taurotragus oryx*) steht hinter dem Riesenelch Alaskas (*Alce gigas*) zurück; Eisbär und Grizzlibär geben dem Löwen an Größe nichts nach; für viele Tierformen von kleineren Ausmaßen wurde oben (S. 392 ff.) Entsprechendes nachgewiesen.

Es ist viel von der Farbenpracht tropischer Tiere geschrieben worden. Sicher ist, daß in den Tropen Tiere mit auffallend prächtigem Farbenkleide vorkommen; aber die Annahme, daß dieses unmittelbar durch die klimatischen Bedingungen hervorgerufen sei, ist nicht ohne weiteres erwiesen. Die Ausläufer tropischer Gattungen unter unseren

heimischen Vögeln fallen uns allerdings auf durch andere Farbenauswahl und Farbmuster: die Blaurake (*Coracias garrula*), der Eisvogel (*Alcedo athis*), der Bienenfresser (*Merops apiaster*) und der Pirol (*Oriolus oriolus*); aber sie sind im ganzen nicht glänzender in ihrer Färbung als der nordische Seidenschwanz (*Ampelis garrulus*), der Stieglitz (*Carduelis carduelis*), der Buntspecht (*Dendrocopus major*) oder die Eiderente (*Somateria*). Ja Bates[94]) sagt, daß von den vier Eisvogelarten, die er bei Santarem traf, keiner so glänzend gefärbt sei wie unsere Art. Von den acht Gattungen Tagfalter, die Bates für das Amazonastal gemeinsam mit Mitteleuropa fand, haben dort nur drei (*Papilio*, *Pieris*, *Thecla*) schönere Arten als in Europa, und unsere Pfauenauge, Schillerfalter und Schwalbenschwanz brauchen den Vergleich mit tropischen Arten nicht zu scheuen. Doch sind leuchtende, rein ausgeprägte, scharf umrandete Farbzeichnungen in den Tropen sicher häufiger als bei uns, sowohl bei Vögeln, Reptilien und Amphibien, als bei Schmetterlingen, Käfern, Fulgoriden und bei Schneckengehäusen.

Der Ansicht, daß es in den Tropen keine guten Sänger unter den Singvögeln gebe, ist von vielen Reisenden nachdrücklich widersprochen worden (Pöppig, Darwin, Schomburgk, Wallace, Bates, Selenka, Sarasin, Hartert u. a.); aber der Gesang der Vögel ist nicht so auf eine bestimmte, verhältnismäßig kurze Zeit zusammengedrängt wie bei uns, wo es im Frühjahr „von allen Zweigen schallt".

Besonders auffällig ist die ungeheure Lebensfülle, die in tropischen Gebieten wie im Pflanzen- so auch im Tierreich herrscht. Die Wärme beschleunigt nach einfachen chemischen Gesetzen (R-G-T-Regel) den Ablauf der Lebensvorgänge und damit den Eintritt der Geschlechtsreife; es folgen sich die Generationen viel schneller, in ununterbrochener Reihe. Das wiederum bietet erhöhte Gelegenheit zur Umbildung, zu Keimplasmavariationen und zu Neukombinationen bei der Amphimixis und damit zur Herausbildung neuer Arten.

Die Abkürzung der Entwicklungsdauer bei tropischen Tieren im Vergleich zu den unsrigen fällt besonders bei Insekten sehr in die Augen. Der Falter *Danaus chrysippus*, der in den nördlichen Teilen seines Verbreitungsgebiets in 1 Generation jährlich auftritt, läßt auf den Philippinen Generation auf Generation folgen und braucht nur etwa 23 Tage zu seiner Entwicklung. Die Puppenruhe des Schwärmers *Chaerocampa oldenlandiae* dauert auf der Philippinen-Insel Bohol 18 bis 21 Tage, auf Manila 24—25 Tage, in Sydney 8 Monate[95]). Während die Mörtelbiene *Chalicodoma muraria* in Nordeuropa 2 Jahre für 1 Generation erfordert, braucht in Java *Polistes* nur 12 Tage Puppenruhe[96]); bei der Mörtelbiene schlüpft in Süddeutschland die Larve nach etwa 14 Tagen aus dem Ei und bis zur Spinnreife vergehen weitere 4 Wochen; in Eritrea geschieht bei *Eumenes* das Ausschlüpfen nach 2 Tagen, die Verpuppung nach weiteren 5—6 Tagen[97]). Die ganze Entwicklung des Käfers *Crioceris* (*subpolita*) ist in Java in 25—31 Tagen beendigt[98]), während  bei uns das Spargelhähnchen (*Crioceris asparagi*) 1 Jahr von Ei zu Ei braucht. Dabei folgen sich in den Tropen die Generationen ohne

Unterbrechung, wie z. B. Bates[98]) für die Wespen in Amazonien, G. Semper[95]) für die Schmetterlinge auf den Philippinen und Koningsberger[99]) allgemein für Insekten in Java bezeugt. Auch für die Säuger ist schnellere Folge der Generationen sicher. Schon in Neu-Seeland wirft beim Edelhirsch das Tier 1 Jahr früher als bei uns[100]), und Steinhardt[101]) fand bei der Kudu-Antilope (*Strepsiceros strepsiceros*) ein halbwüchsiges Kalb schon hochträchtig; bei den Menschenrassen der Tropen tritt die Geschlechtsreife der Mädchen schon mit dem 12. Lebensjahre ein. Für andere Tiergruppen fehlen bestimmte Angaben; doch machen sie zweifellos keine Ausnahme von dieser Regel. Diese große Beschleunigung der Entwicklung hat also zur Folge, daß Geburt, Wachsen, Fortpflanzung und Tod sich in rastlosem Wechsel ablösen; bei einem Insekt z. B., das 100 Eier legt, würde die Nachkommenschaft eines Paares, vorausgesetzt, daß alle Nachkommen zur Fortpflanzung kämen, in den Tropen bei 30 Tagen Generationsdauer am Schluß des Jahres 488 Trillionen Stücke betragen gegenüber 5000 Stücken bei zwei Generationen jährlich in den gemäßigten Breiten.

Ganz erstaunlich ist die ungeheure Zahl der Tierarten, die in den Tropen auftreten, im Vergleich mit der Artenzahl in gleich großen Gebieten der gemäßigten Breiten. Die schnelle Generationenfolge mag erhöhte Gelegenheit zur Umbildung des Keimplasmas geben. Die Gunst der äußeren Bedingungen aber bewirkt, daß ein viel höherer Verhältnissatz der entstehenden Abänderungen sich erhalten kann; denn der Kampf gegen die unbelebte Natur ist milde. Dadurch wird die Artenzahl gefördert. Die Mannigfaltigkeit der Arten bei großer Gleichförmigkeit der Lebensbedingungen ist ein Hinweis darauf, daß nicht der Wechsel der äußeren Bedingungen eine Hauptgrundlage für die Umbildung der Formen sei, wie z. B. Wallace[102]) meint, sondern daß eher die reiche Ernährung bei vermindertem Stoffverbrauch, also reicher Überschuß verfügbarer Bildungsstoffe es ist, was, wie bei unseren Haustieren, so auch in der freien Natur das Auftreten von Abweichungen befördert.

Einige Zahlen mögen die in den Tropen heimische Artenfülle beleuchten. Von Landschnecken kommen auf den Philippinen 727 Arten vor, in dem um die Hälfte größeren Japan nur 193; Cuba hat 614 Arten Binnenmollusken, Jamaika deren 463, dagegen Tasmanien, das Jamaika um das Sechsfache an Größe übertrifft, nur 80, Skandinavien nur 148 Arten[103]). Für Insekten ist das Übergewicht der Tropen besonders auffällig. Stellen wir von einigen größeren Gruppen die Zahl der tropischen und subtropischen Arten jener der außertropischen Arten gegenüber, so erhalten wir:

Locustiden	trop. und subtrop. 2726,	außertrop. 1120
Acridier	„ „ „ 2811,	„ 1842
Libellen	„ „ „ 2096,	„ 921
Pentatomiden	„ „ „ 3675,	„ 1560[104]),

wobei zu bedenken ist, daß die Arten der gemäßigten Zone viel genauer bekannt sind. Tagschmetterlinge sind in Südamerika mit 4560 Arten (in 272 Gattungen) vertreten; aus dem ganzen paläarkti-

schen Gebiet, Europa und Asien nördlich des Himalaya, kennt man 716 Arten. Eine Stunde im Umkreis von Para sammelte Bates[105]) 700 Arten Tagfalter; ganz Europa besitzt deren etwa 400; so viele beherbergen die kleinen Sunda-Inseln zusammen. Die Insel Ceram (13000 km^2) hat mit 182 Tagfaltern mehr als ganz Mitteleuropa mit 163 Arten. In Arva (Venezuela) wurden an elektrischen Lampen 78 Sphingidenarten gefangen, fast dreimal soviel als ganz Europa besitzt[106]). Wallace[107]) sammelte in Neu-Guinea auf $2^1/_2$ km^2 in drei Monaten 1000 verschiedene Käferarten. Allerdings gilt das nicht für alle Insektengruppen in gleicher Weise. So sind Bienen, Gallinsekten, Eintagsfliegen, Uferfliegen und Köcherfliegen zwischen den Wendekreisen weniger häufig als in höheren Breiten.

Ganz besonders kennzeichnend aber sind für das Insektenleben der Tropen die Ameisen, und fast noch mehr die Termiten, die jenen in den Lebensgewohnheiten in vieler Beziehung so nahe stehen, daß sie von den Europäern als weiße Ameisen bezeichnet werden. Formiciden-Arten kennen wir aus den Tropen 2888, aus den gemäßigten Breiten nur 1055[104]); die Termiten sind, mit ganz wenigen Ausnahmen, völlig auf die Tropen beschränkt. Ameisen und Termiten bilden eine gewaltige Großmacht, die ihre Einflüsse nicht nur auf die übrige Insektenwelt, sondern auf die ganze Tierwelt, ja sogar auf die Pflanzenwelt geltend macht; selbst der Mensch steht ihr meist hilflos gegenüber. Die hochausgebildete Brutpflege, mit Unterbringung der Brut in schützenden Bauten, die in verschiedenster Bauart und Größe allenthalben über und unter der Erde angelegt werden, dürfte wohl die Erklärung für ihre überwältigende Stückzahl bieten; ihre Fähigkeit, bei mannigfachster (Termiten bei pflanzlicher, Ameisen bei gemischter) Nahrung zu gedeihen, gibt ihnen anderen Tieren gegenüber einen Vorsprung; die Ameisen sind außerdem noch durch ihre Giftdrüsen und Waffen, die Termiten durch ihre nächtliche Lebensweise gesichert. Die Größe der Heerscharen der Ameisen und Termiten mag auch die Erklärung dafür liefern, daß andere Raub- und Aasinsekten, wie Carabiden, Staphyliniden, Necrophoriden, neben ihnen wenig Platz finden, wie dies von den verschiedensten Forschern aus allen Teilen der Tropen übereinstimmend berichtet wird[108]). Auch stellen sie den Larven von bodenbrütigen Insekten, den Asseln und den am Boden lebenden Schnecken nach. Wo z. B. die Heere der berüchtigten Treiberameisen (*Dorylus* in Afrika und Indien, *Eciton* im tropischen Amerika) hinkommen, erhebt sich ein geschäftiges Fliehen und ein großes Morden; Vosseler[109]) berechnet, daß ein solches Ameisenvolk binnen 10 Tagen 1600000 Insekten von einem Felde einsammelt. Auch für größere Tiere, deren sie habhaft werden können, sind die Ameisen gefährlich, z. B. für angebundene und eingesperrte Haustiere des Menschen.

Die ungeheuren Mengen, in denen Ameisen und Termiten in den Tropen vorkommen, führen wiederum dazu, daß sich hier eine auffällig große Zahl von Tieren verschiedenster Herkunft von diesen kleinen Insekten ernährt, ja zum Teil ganz auf die Jagd nach ihnen beschränkt und besonders ausgerüstet ist zum Aufbrechen der Bauten und Ein-

heimsen der Beute (gewaltige Krallen, lange klebrige Zungen). Während in gemäßigten Breiten nur manche Spechte (*Picus martius*, *Gecinus viridis* und *canus*, *Yunx torquilla*) als Ameisenfresser bekannt sind, ist in den Tropen eine ganze Schar von Kostgängern dieser Kerfe vorhanden. Vor allem sind es Säuger, wie die *Myrmecophaga*-Arten und die Gürteltiere in Südamerika, Erdferkel (*Orycteropus*), Schuppentiere und ein entsprechend umgebildetes Raubtier, der Erdwolf (*Proteles cristatus*) in Afrika, *Myrmecobius* und andere Beutler in Australien. Insektenfressende Vögel halten sich vor allem an die ausschwärmenden Geschlechtstiere und zehnten sie derart, daß nur ein kleiner Bruchteil der ausfliegenden Stücke übrigbleibt; aber es gibt auch Vögel, die die Ameisen vom Boden auflesen, wie in Südamerika die *Myiothera*-Arten und vor allem der den Heereszügen von *Eciton* folgende *Pythys leucops*[110]). Auch manche Frösche und Kröten nähren sich von Ameisen und Termiten, einzelne sind zu ausschließlichen Termitenfressern geworden, wie die Kröte *Rhinophryne dorsalis* in Mexiko[111]). Libellen machen auf die fliegenden Geschlechtstiere Jagd, und eine Anzahl Ameisenarten, besonders große Ponerinen, sind ganz zu Kostgängern der Termiten geworden[112]).

Auch für Luftwirbeltiere zeigt sich überall ein deutliches Überwiegen der Tropenfauna in der Artenzahl. Für Amphibien bieten die gleichmäßig feuchten Tropenwälder einen sehr geeigneten Wohnplatz; doch fehlen, aus noch ungeklärten Ursachen, die Schwanzlurche den Tropen vollständig. Die im Boden wühlenden Schleichenlurche (Coecilien) sind auf die Tropen beschränkt. Die schwanzlosen Lurche aber, die Anuren, sind dort viel reicher vertreten als in den gemäßigten Gürteln. Ganz Europa weist nur 13 Batrachier auf, das kleine Trinidad hat fast ebenso viele (12); in Gabun kommen 39, in Sumatra 48, in Neu-Guinea 70 und in Borneo 79 Arten vor.

Reptilien haben in den Tropen ihre eigentliche Heimat (vgl. S. 388). In Europa finden sich 64 Arten[113]), und wieder ebenso viele in Trinidad. Hinterindien mit Siam beherbergt 221 Arten, Borneo 207, Vorderindien mit Ceylon und Burma sogar 536 Arten. Die Zunahme der Schlangen gegen die Tropen zeigt folgende Zusammenstellung von Wallace[114]) für Australien: es kommen vor in Tasmanien 3, in Viktoria 12, in Südaustralien 15, in Westaustralien 15, in Neusüdwales 31 und im tropischen Queensland 42 Schlangenarten. — Wie viel zahlreicher die Vögel im tropischen und subtropischen Gebiete sind, geht daraus hervor, daß von den 19—20000 Vogelarten, die man kennt, auf das paläarktische Gebiet nur 1218 kommen; aus den brasilianischen Staaten Pará und Amazonas und den unmittelbar angrenzenden Teilen von Peru und Bolivia sind fast ebenso viele Arten bekannt, 1117. In Europa zählt man nur 257 Landvogelarten als ständige Bewohner und regelmäßige Wanderer auf, Borneo hat mit 580 Arten mehr als doppelt so viel. Besonders reich sind die Tropenländer an Vögeln, die ausschließlich fliegende Beute fangen: Falconiden, Meropiden, Coraciiden, Caprimulgiden, Macropterygiden, Hirundiniden, Muscicapiden, Artamiden[115]). — Von Säugern kommen die Affen und Halbaffen und

die Edentaten hauptsächlich in den Tropen vor; von den Fledermäusen sind die Fruchtfresser ganz auf sie beschränkt, die insektenfressenden Fledermäuse in weit überwiegender Mehrzahl; nicht nur ihre Artenzahl, sondern auch Stückzahl ist sehr groß, und steht z. B. in Java vielleicht der von allen Vögeln zusammen, die in derselben Gegend vorkommen, nicht nach[116]).

Bei solcher Artenfülle ist es erklärlich, daß der Daseinskampf gegen die lebende Umwelt ungemein heftig ist, im Gegensatz zu der geringen Schärfe des Kampfes mit der unbelebten Natur. Das gilt wie im Pflanzen- so auch im Tierleben der Tropen. In den Tropen ist daher die Ausrüstung der Tiere gerade für diesen Kampf eine ungemein starke. Hier finden wir die meisten Gifttiere, und die Giftwirkung nimmt mit Annäherung an die Tropen zu. Während man in China unter 96 Schlangen nur 5 Viperiden zählt, sind auf der Malayischen Halbinsel ein Drittel der Schlangen giftig, in Australien sind es fast alle Schlangen. Auch Skorpione und Tausendfüßer (Chilopoden), die in den Tropen reich vertreten sind, besitzen hier stärker wirkendes Gift. Ebenso sind passive Giftigkeit, Widrigkeit des Geschmacks, übler Geruch hier weit häufiger als in gemäßigten Gürteln. Die widrig schmeckenden Schmetterlinge, die dadurch vor ihren Verfolgern geschützt sind, kommen hauptsächlich in den Tropen vor, so die Danainen, Ithomiinen, Acraeinen, Heliconiden und die *Pharmacophagus*-Gruppe unter den Papilioniden. Dank dem Schutz, den sie durch ihre Widrigkeit genießen, können sie sich lebhafte, auffällige Farben leisten und erscheinen in großer Stückzahl, so daß sie unter den Schmetterlingen fast durchweg die Hauptrolle spielen. Bei der großen Verschärfung des Konkurrenzkampfes zwischen den Tieren ist auch Schutzfarbe und Schutzgestalt gerade hier weit verbreitet. Stabheuschrecken und Blattschmetterlinge sind hauptsächlich in den Tropen vertreten, und für die Mimikry, die „Nachahmung" geschützter Vorbilder, findet man nirgends so viele und auffällige Beispiele wie zwischen den Wendekreisen. Die giftigen Korallenschlangen Südamerikas (*Elaps*) teilen ihre auffallende schwarzrote Ringelung mit harmlosen Nattern, und zwischen den obengenannten geschützten Schmetterlingsformen fliegen in den afrikanischen, indischen und amerikanischen Tropen zahlreiche Angehörige nichtwidriger Familien mit täuschend ähnlicher Färbung und Flügelform und gleicher Flugart und genießen so Schutz durch Täuschung der Verfolger.

Zu der Artenfülle, wodurch die tropische Tierwelt auffällt, steht in überraschendem Gegensatz die geringe Zahl von Stücken, in denen die meisten dieser Arten vorkommen. Wenn man von den Termiten und Ameisen, den Danaiden und Heliconiden, vielleicht den oft zahlreich vertretenen Tausendfüßen und sonst einer kleinen Anzahl gewöhnlicher Arten aus bestimmten Gruppen absieht, kommen die meisten Arten nur vereinzelt vor. Von den Erfahrungen der Insektensammler wurde schon S. 26 berichtet. Ähnlich fand es Sjöstedt[117]) mit den Schlangen in Kamerun; er sammelte 50 Arten, aber keine in mehr als 4 Stücken, und so zahlreich nur 2 Arten. Mit den Vögeln scheint es ähnlich zu sein; Whitehead[118]) klagt, daß er eine große Zahl wohl-

bekannter Borneanischer Vögel nie erhielt, und von vielen nur 1 Stück, und Beebe[119]) berichtet aus Venezuela: „selten fanden wir viele Individuen einer Art, aber immer war ein beständig wechselndes Panorama da; außer wenn Vögel gerade nisteten, konnten wir nie sicher sein, dieselbe Art zweimal zu sehen, obgleich es uns nie zweifelhaft war, daß jeder Tag unserer Liste viele neue Formen zuführen werde“.

Für diese geringe Stückzahl eine befriedigende Erklärung zu geben, ist überaus schwierig. Es ist ja ein vielfach beobachteter Ausgleich, daß Artenzahl und Stückzahl in umgekehrtem Verhältnis stehen (s. S. 26). Daher liegt es wohl nahe, in der Heftigkeit des Kampfes ums Dasein, der vor allem unter den jungen Tieren gewaltig aufräumt und nur wenige zur Reife und Fortpflanzung kommen läßt, wenigstens eine der Ursachen zu sehen. Es kann eben an einer Stelle nur eine maximale Menge von Leben gedeihen, und wenn sich diese Menge auf viele Arten verteilt, bleibt für jede einzelne Art nur wenig übrig. Im einzelnen kommen noch andere Zusammenhänge in Betracht. Bei den Pflanzen ist es ebenso, daß man z. B. eine Baumart im Tropenwalde nur in einem Stück und in weitem Umkreis nicht wieder findet. Viele pflanzenfressende Tiere aber sind Spezialisten; Raupen, Bockkäfer u. a. sind nicht selten an eine bestimmte Pflanzenart gebunden und daher vereinzelt wie diese. Ferner sei darauf hingewiesen, daß sich die Fortpflanzungszeit der Tiere, entsprechend dem Mangel an periodischem Wechsel im Klima, über das ganze Jahr verteilt und nicht, wie in gemäßigten Breiten, zu gleicher Zeit alle Stücke einer Art miteinander auftreten.

Dieser Mangel einer ausgesprochenen Periodizität des Klimas in den Tropen hat für die Gesamterscheinung des tropischen Tierlebens noch eine Reihe von eigenartigen Folgeerscheinungen. In der Pflanzenwelt ist die Entwicklung von Blättern, Blüten und Früchten nicht an eine bestimmte Jahreszeit gebunden wie in den gemäßigten Breiten. „Die Zahl der das ganze Jahr blühenden Arten von Holzgewächsen besonders ist größer, und die Zeit, während welcher blühende Exemplare einer Art angetroffen werden, ist im allgemeinen länger in den Tropen als da, wo die Jahreszeiten sehr große Temperaturunterschiede aufweisen, und die im letzteren Falle beinahe nur als Anomalie auftretende Erscheinung des wiederholten Blühens in kurzen Zwischenräumen ist bei vielen tropischen Gewächsen eine normale und regelmäßige Erscheinung“[120]). Nur unter derartigen Bedingungen konnten sich solche Kostgänger der Pflanzenwelt ausbilden, die das ganze Jahr hindurch auf Blüten und fleischige Früchte angewiesen sind. Die Vögel, die vorwiegend oder ganz von Blütennektar oder Pollen leben, sind völlig auf Tropen und Subtropen beschränkt, so die Honigsauger (Nectariniden) in Afrika, Madagaskar und dem Indischen Gebiet, die Pinselzüngler (Trichoglossiden) unter den Papageien in Australien, die Honigfresser (Meliphagiden) ebendort und in Neu-Guinea, auf den Molukken und den polynesischen Inseln und die Kolibris (Trochiliden) in Süd- und Mittelamerika; wo von den letzteren welche als Sommervögel in die gemäßigten Breiten vordringen, verweilen sie dort nur kurze Zeit.

In konvergenter Umbildung ist bei allen diesen Formen die Zunge in Anpassung an das Nektarsaugen lang vorstreckbar und pinselförmig aufgefranst oder röhrenförmig eingerollt. Diese Vögel vermitteln dabei die Bestäubung der Blüten, die sie besuchen; und wie viele Blüten für Anlockung der bestäubungvermittelnden Insekten besondere Einrichtungen besitzen, so trifft man in den Tropen Blumen, die an den Besuch der Vögel angepaßt sind (Ornithophilie), durch Größe der Blüten, Schaffung besonderer Ruhepunkte, starre und feste Ausbildung von Griffel und Staubfäden, reichliche Honigproduktion und Bevorzugung der für Vögel besonders auffälligen roten Farbtöne, wie orangerot, scharlach, zinnober, karmin, purpur (bei 84 % der Vogelblumen)[121]). — Ebenso haben Vögel und Säuger, die im wesentlichen auf fleischige Früchte angewiesen sind, ihre Hauptverbreitung in den Tropen, wo es das ganze Jahr hindurch solche Früchte gibt; das gilt für viele Papageien, die Pisangfresser (Musophagiden) und andere Vögel und für manche Affen.

Aber das gleiche, was bei den Pflanzen auffällt, ist auch bei den Tieren deutlich: die Verteilung der Fortpflanzung über das ganze Jahr. In unseren Breiten fällt für fast alle Wirbellosen (Ausnahme z. B. Frostspanner) und die meisten Wirbeltiere die Fortpflanzungszeit auf die warme Jahreszeit, Frühjahr und Sommer; nur einige Homöotherme machen eine Ausnahme, so von Vögeln der Kreuzschnabel (*Loxia*), von Säugern Hirsch, Fledermäuse, Bär und manche andere. In den Tropen dagegen verteilt sich Geschlechtsreife und Brunst der Tiere über das ganze Jahr, und zwar allgemein so, daß nicht alle Tierarten gleichzeitig zur Fortpflanzung schreiten, im besonderen aber auch vielfach so, daß dieselbe Tierart zu verschiedenen Zeiten reif sein kann, mag nun die Art kurzlebig sein und sich mehr oder weniger zahlreiche Generationen im Jahreslaufe folgen, oder bei langlebigen Arten so, daß keine bestimmte gemeinsame Brunstzeit vorhanden ist.

In vielen Generationen jährlich treten die Insekten auf. Auf den Philippinen findet man z. B. von *Papilio pamnon* das ganze Jahr hindurch Eier, Raupen und Schmetterlinge[122]) gleichzeitig; in Java sind die Blatthornkäfer *Lachnosterna*, *Anomala*, *Exopholis* ebenso ununterbrochen in allen Entwicklungsstufen vorhanden. In Ascension fand Dahl[123]) die wenigen Spinnen und Insekten in allen Stadien nebeneinander. Dazu stimmt es auch vollkommen, daß das so oft geschilderte nächtliche Tropenkonzert, der vieltausendstimmige Minnesang der Männchen vieler Arten von Zikaden, Grillen und Heuschrecken, denen auch die Frösche ihre Musik beimischen, das ganze Jahr hindurch in gleicher Weise andauert. Aber es sind nicht die gleichen Individuen, die das ganze Jahr durch singen: das Konzert bleibt, die Künstler wechseln. Auch die Beschränkung gewisser Insektenstaaten auf eine Saison, wie wir sie für Hummeln und Wespen kennen, fällt in den Tropen fort. Für Java[124]) wie für Brasilien[125]) wird ein Perennieren der Wespenstaaten und ein Fortbestehen ihrer Bauten berichtet unter Vermehrung der Völker durch Schwarmbildung.

Auch bei vielen Wirbeltieren ist die Fortpflanzung nicht an bestimmte Monate gebunden. Die Larven der Kröte *Bufo melanostictus*

z. B.[126]) und wahrscheinlich vieler anderer Batrachier findet man in Batavia das ganze Jahr hindurch. Das Nisten der Vögel ist auch vielfach von der Jahreszeit unabhängig. In Kuba z. B. findet man von der Finkenart *Euethia cepida* und von dem Kolibri *Chlorestes ricordii* das ganze Jahr hindurch sowohl Eier wie Junge[127]); auf dem St. Pauls-Felsen im Atlantik, nahe dem Äquator, brüten der Tölpel (*Sula*) und der Noddy (*Anous*) das ganze Jahr über, und man findet stets Eier und Junge aller Größen[128]); auch beim Maleohuhn (*Megacephalon maleo*) in Celebes[129]) erstreckt sich die Eiablage fast über das ganze Jahr. Brütet doch auch der Haussperling (*Passer passer*) in Räumen, wo stets gleichmäßige Temperatur herrscht, wie Fabrikhallen usw., zu jeder Jahreszeit[130]). — Auch bei vielen Säugern (aber nicht bei allen) findet man in den Tropen zu allen Zeiten des Jahres trächtige Weibchen. Schomburgk[131]) zählt eine Anzahl südamerikanischer Affen auf, bei denen er das beobachtete; für die Schweine im malayischen Archipel berichten Müller und Schlegel[132]) ein gleiches; viele der Antilopen Afrikas (*Taurotragus*, *Bubalis*, *Hippotragus*) und der Savannenhirsch (*Cervus savannarum*) Südamerikas haben keine bestimmte Brunstzeit, vom Faultier *Bradypus tridactylus* findet man Embryonen und Junge zu sehr verschiedenen Zeiten des Jahres, und auf den Galapagos geht die Brunstzeit der Ohrenrobben (*Arctocephalus*) ununterbrochen fort[133]).

Wenn auch die Periodizität der Jahreszeiten in den Tropen fehlt, so ist doch die der Tageszeiten vorhanden. Aber der Wechsel von Tag und Nacht ist hier viel gleichmäßiger als in höheren Breiten; der Tag ist jahraus jahrein nahezu 12 Stunden lang, während mit Zunahme der geographischen Breite die Tagesdauer im Frühjahr zu- und im Herbst abnimmt. Das ist wichtig für die Vögel, die fast durchweg Tagtiere sind und für ihre Futtersuche ausschließlich durch die Augen geleitet werden. Da von dem 12stündigen Tag auch noch die 3—4 heißesten Stunden des Mittags abgehen, so bleiben für die Futtersuche nur 9—8 Stunden. Das reicht für die Vögel gut aus, solange sie nur für sich selbst zu sorgen haben; aber die Zeit wird knapper, wenn sie auch noch Junge mit Nahrung versorgen sollen. Anders in den gemäßigten Breiten; schon bei uns dauert der längste Tag von 3 Uhr morgens bis 9 Uhr abends, also 18 Stunden und je weiter polwärts, um so länger wird er; es steht also hier den Vögeln nochmal so viel Zeit und mehr zur Verfügung. Das ist wohl einer der Vorteile, die die Vögel dabei finden, wenn sie die klimatisch so gesegneten Tropen verlassen, um den Sommer polnäherer Gegenden für ihr Brutgeschäft aufzusuchen[134]). Dort kommen sie durch die viel bedeutendere Tagesdauer in wesentlich günstigere Ernährungsbedingungen, die ihnen die Produktion zahlreicherer Eier und die Versorgung einer reichlicheren Brut ermöglichen. Daß bessere Ernährung ein größeres Gelege gestattet, läßt sich aus der Beobachtung folgern, daß in Mäusejahren Sumpfohreulen (*Asio accipitrinus*) und Schleiereulen (*Tyto alba*) statt sonst 3—5 Eier deren 6—10 und mehr legen[135]). Dafür liegt auch ein experimenteller Beweis vor: amerikanische Hühnerzüchter haben festgestellt, daß durch künstliche Beleuchtung der Hühnerställe bis 9 Uhr abends mit ver-

mehrter Nahrungsaufnahme auch eine größere Eizahl erzielt wurde; im Durchschnitt legte dann jede Henne im Jahre 16 Eier mehr als die Vergleichstiere, die ohne solche Beleuchtung gehalten wurden[136]. — Damit erklärt sich ungezwungen die auffällige Tatsache, daß die Vögel in den Tropen sehr wenige, meist nicht mehr als zwei Eier legen. Von 53 Vogelarten in Borneo, über die entsprechende Beobachtungen gemacht werden konnten, legen 5 nur 1 Ei, 33 legen 2, 10 legen 3 und nur 5 legen 4 und mehr Eier[137]. In Britisch-Guiana fand Schomburgk[138] die Zweizahl der Eier bei Vertretern aus allen Gruppen: Raubvögeln, Papageien, Tauben, Regenpfeifer, Kiebitz, Pfefferfresser (*Rhamphastes*) und vielen Sperlingsvögeln, auch wenn die nächsten Verwandten bei uns zahlreichere Eier legen. Das liegt nicht in der Natur der betreffenden Arten, sondern in den Lebensverhältnissen; denn die Amsel (*Turdus merula*), deren Eizahl bei uns 4—6 beträgt, legt in Madeira (*T. m. cabrerae*) nur 2—3 Eier[139]; die Kohlmeise *Parus major* hat bei uns 6—10, auf den Sundainseln (*f. cinereus*) 3—5 Eier, der Cistenrohrsänger (*Cisticola cisticola*) hat im Mittelmeergebiet 4—7 Eier, in Sumatra 3—4, der Sporenpieper (*Anthus richardi*) mit 4—6 Eiern bei uns hat in seiner *f. malayensis* nur 2—3[140].

Im schroffen Gegensatz zu diesen Besonderheiten der Tierwelt unter den gleichmäßig optimalen Bedingungen des Tropenklimas steht die Wirkung, die der Wechsel der Jahreszeiten in den gemäßigten und kalten Erdgürteln auf die Tierwelt ausübt. Ein solcher Wechsel ist außerhalb der Wendekreise die Regel; aber nicht überall spielt er sich in gleicher Weise ab. In subtropischen Gegenden sind es Regenzeit und Trockenzeit, weiter polwärts Sommer und Winter, die miteinander wechseln. Zwischen diesen zweierlei Arten von Jahreszeitenwechsel besteht eine unverkennbare Analogie, die auch dadurch nicht beeinträchtigt wird, daß an manchen Stellen, z. B. in der Karoo, die Trockenzeit heißer, an anderen, wie in Madagaskar, kühler ist als die Regenzeit. „Was hier das geringe Maß von Wärme bewirkt, bewirkt dort das geringe Maß von Feuchtigkeit“[141].

Die Unterschiede der beiden gegensätzlichen Jahreszeiten sind nicht überall gleich groß. Im größten Teile des warmen Amerika stehen sich Regenzeit und Trockenzeit nicht so ausgesprochen gegenüber wie in Indien oder Afrika. Ebenso gibt es in dem Gegensatz von Sommer und Winter allerhand Abstufungen. Wo die Nähe des Meeres die Temperaturgegensätze mindert, im Sommer kühlend, im Winter frostmildernd wirkt, da werden die Unterschiede zwischen den Extremen geringer als im Innern großer Kontinente, wo, in Ermangelung der ausgleichenden Wirkung des Wassers mit seiner hohen Wärmebindung, die Sommer überaus heiß und die Winter sehr kalt sind. Orte mit ozeanischem Klima und solche mit kontinentalem Klima können die gleiche mittlere Jahrestemperatur haben und bieten doch den Tieren ganz verschiedene Bedingungen, weil der Betrag der Temperaturschwankungen so verschieden ist. Deshalb sind in den mehr kontinentalen arktischen Gebieten die Lebensbedingungen so durchaus abweichend von denen in der Subantarktis: dort ein günstiges Optimum

neben tiefem Pessimum, während hier bei erhöhtem Ausgleich der Gegensätze das „Optimum" sehr ungünstig bleibt. Die folgende Tabelle[142]) gibt dafür die zahlenmäßigen Unterlagen:

Mittlere Temperatur der Breitegrade

nördl. Br.	Januarmittel	Julimittel	Unterschied
60°	— 16° C	14° C	30° C
50°	— 7	18	25
40°	5	24	19
30°	15	27	12
20°	22	28	6
10°	26	27	1
0°	26	26	0
südl. Br.			
10°	26	24	2
20°	25	21	4
30°	22	15	7
40°	16	9	7
50°	8	3	5

Regenzeit und Sommer bilden jeweils das Optimum, Trockenzeit und Winter das Pessimum. Unter der Ungunst der pessimalen Bedingungen geht das Tierleben außerordentlich zurück; aber in ihrer Wirkung ist doch ein großer Unterschied derart, daß der Mangel an Feuchtigkeit tiefer eingreift als der Mangel an Wärme. Erhöhte Temperatur, Eigenwärme können sich manche Tiere schaffen, Feuchtigkeit vermögen sie sich nicht zu schaffen. Dem Winter können homöotherme Tiere trotzen, soweit sie Nahrung in genügender Menge finden; extreme Trockenheit ist auch ihnen verderblich. Sonst aber sind Winter und Trockenzeit in ihren Wirkungen sehr ähnlich und oft miteinander verglichen worden. Wie beiden das Zurückgehen der Vegetation gemeinsam ist, so gleichen sie sich auch in der Verminderung der aktiv lebenden Tierwelt. Sobald aber die Fesseln fallen, in die jene lebensfeindlichen Jahreszeiten die Natur geschlagen haben, da kommt es zu einem Erwachen von gewaltiger Wirkung. Die lang zurückgedrängten Lebensäußerungen treten jetzt um so auffälliger hervor und bei vielen Tierarten gleichzeitig. Vor allem tritt die Mehrzahl der Tiere alsbald in Fortpflanzung ein: das lebhafte Treiben überall, das Frühlingskonzert der Insektenmännchen, der Frösche und vor allem der Singvögel, gehoben durch den Hintergrund einer zu neuem Leben erwachenden Pflanzenwelt, steht in schroffem Gegensatz zur Öde der ungünstigen Jahreszeit.

Daß auch die kleine Periodizität, der Wechsel zwischen Tag und Nacht, in den Gegenden mit zunehmender Polnähe immer mehr abweicht von den Verhältnissen zwischen den Wendekreisen, wurde oben schon berührt. Während in den Tropen das ganze Jahr hindurch Tag und Nacht nahezu gleiche Dauer haben, sind in gemäßigten Breiten im Sommer die Tage länger als die Nächte, im Winter kürzer; dieser Unterschied nimmt gegen die Pole mehr und mehr zu, bis von den Polarkreisen ab zeitweise um die Sommersonnenwende die Sonne überhaupt nicht verschwindet, sondern um Mitternacht polwärts nahe dem Horizont steht, um dann wieder zu steigen. Man kann geradezu von einem wochenlangen Sommertag sprechen, dem eine entsprechende Winternacht gegenübersteht. Diese Verlängerung der Belichtungsdauer erhöht die Intensität des Lebens während der guten Jahreszeit. Für

die Pflanzen bedeutet diese Lichtfülle eine wesentliche Beschleunigung des Wachstums, da ihre Assimilationstätigkeit nur kurze oder gar keine Unterbrechung erleidet. Viele Tiere stehen im Genuß dieses beschleunigten Pflanzenwuchses; alle haben sie eine verlängerte Zeit, ihren Lebensbedürfnissen nachzugehen. Insbesondere für die Augentiere, wie viele Insekten und die Vögel, ist diese Verlängerung der Freßzeit von allergrößter Bedeutung. Die Beobachtung lehrt, daß z. B. die Hummeln den ganzen Tag zur Nahrungssuche ausnutzen und auch in den arktischen Gebieten nur kurze Zeit um Mitternacht die Arbeit unterbrechen. Manche andere Insekten mögen es ebenso machen; wissen wir doch, daß Ameisen in niederen Breiten, z. B. die *Messor*-Arten in Mazedonien[143]), auch mondhelle Nächte zur Arbeit benutzen. Auch in unseren Breiten sind die Vögel während des ganzen 17—18 Stunden langen Tages im Sommer tätig und machen höchstens während der Mittagshitze eine Pause, z. B. Schwalben und Segler, Lerchen, Amseln u. a.; im hohen Norden beschränkt sich die Ruhezeit noch mehr. Es wurde schon ausgeführt, wie diese um 5—6 Stunden verlängerte Freßzeit es den Vögeln in unseren Breiten ermöglicht, eine größere Zahl von Eiern zu legen und zahlreichere Junge großzuziehen, als es ihre Verwandten in den Tropen können.

Das Überstehen des Pessimum, sei es Trockenzeit oder Frostwinter, ist das Problem, von dessen Lösung die Bevölkerung der Gebiete mit Wechsel der Jahreszeiten abhängt. Dazu sind bestimmte Anpassungen notwendig, die um so ausgiebiger sein müssen, je länger die schlechte Jahreszeit dauert und je mehr sich die Ungunst der Bedingungen, Trockenheit bzw. Kälte, steigert. Daher nimmt auch die Zahl der Arten, die in Gegenden mit Jahreszeitenwechsel leben, um so mehr ab, je extremer sich die Bedingungen im Pessimum gestalten.

Die große Masse der Wirbellosen, die pökilothermen Wirbeltiere und auch manche Säuger verfallen während der schlimmen Jahreszeit an einem geschützten Ort in einen schlafähnlichen Starrezustand, während dessen die Intensität der Lebensvorgänge stark herabgesetzt ist. Wir unterscheiden Trockenschlaf und Kälteschlaf.

Ein Trockenschlaf ist häufig bei Schnecken und kann selbst in unseren Breiten während längerer Sommerdürre ziemlich lange andauern; bei Schnecken heißer Klimate mit anhaltender Trockenzeit verlängert er sich und kann jahrelang währen, ohne daß das Tier zugrunde geht. Bei *Helix veatchii* aus Süd-Kalifornien wurde eine Ruhe von 6 Jahren Dauer beobachtet[144]); *H. desertorum* vom Rande afrikanischer Wüsten kam im Britischen Museum nach 5 Jahren Ruhe wieder zum Leben, Ampullarien nach 1—2 Jahren[145]). Die Landplanarien und Landblutegel heißer Gegenden verbringen die Trockenzeit vergraben im Boden. Auch Insekten und Spinnentiere können in Steppen in Wärmeschlaf verfallen; für Hummeln z. B. ist dies in Korsika und Sardinien beobachtet[146]), oder für die Walzenspinne *Galeodes* in der transkaspischen Steppe[147]). Amphibien ziehen sich in Erdspalten und -löcher zurück

und liegen dort in totengleichem Schlaf; bei dem Molch *Spelerpes* ist in Italien ein Trockenschlaf beobachtet worden. Von Reptilien gehen die hygrophilen Krokodile, Schildkröten und Schlangen in Trockenschlaf ein, ja selbst manche Eidechsen verkriechen sich im Sudan über die trockenste Zeit und liegen in Starre. Die Krokodile wühlen sich beim Austrocknen der Tümpel in den Schlamm ein und überschlafen dort die Dürre. Auch von Säugern sind solche Zustände des Trockenschlafs bekannt. Das Erdferkel der afrikanischen Steppen scheint während der Dürre in Schlaf zu verfallen[148]), und in Madagaskar halten die eigenartigen Insektenfresser *Centetes* und *Ericulus* und die Halbaffen *Chirogale milii* und *Microcebus* ihren Trockenzeitschlaf[149]). Von Vögeln jedoch ist ähnliches nicht bekannt. — Aber mit der Feuchtigkeit kehrt auch das Leben wieder zurück; in erstaunlicher Schnelligkeit erwachen die Tiere. In der Kalahari z. B.[150]) werden, noch während der Regen fällt, an allen Ecken und Enden Frösche laut; allenthalben kriechen sie aus ihren Löchern heraus; im nassen Gras leuchten Glühwürmchen auf; große Tausendfüße, *Trombidium*-Milben, Termitenarbeiter tauchen auf. Innerhalb dreier Tage nach Beginn des Regenfalls entwickelt sich in den vorderindischen Steppen eine wundervolle Falterwelt, wo vor Eintreffen des Regenwindes kaum ein abgeflogener Danaide zu sehen war[151]).

Ganz entsprechend tritt im Winter Kälteschlaf ein. Regenwürmer kriechen tiefer in den Boden und stellen ihre Tätigkeit ein. Von Insekten und Spinnentieren überwintern viele im Eizustande und sind so gegen die verderblichen Wirkungen der Kälte weniger empfindlich; viele andere Insekten überstehen die ungünstige Zeit im Latenzzustand der Puppe. Aber auch als Larven und Imagines überwintern viele, versteckt in Bodenspalten und -löchern, unter Rindenschuppen und in hohlen Bäumen. Schnecken vergraben sich unter die Bodendecke oder bohren sich ein unter Benutzung von Ritzen und Spalten. Amphibien überwintern teils am Boden der Gewässer, oft in Schlamm eingegraben (*Rana esculenta*), oder in Erdlöchern (*Bufo, Salamandra*). Ähnlich verkriechen sich die Reptilien, an geeigneten Plätzen wohl auch gesellig, wie z. B. Ringelnattern. Ja auch viele Säuger können, meist wohl verpackt im frostfreien Schlupfwinkel, in Erdhöhlen oder Baumlöchern, in einen Schlafzustand versinken, wobei ihr Stoffwechsel sehr herabgesetzt wird; die Häufigkeit des Herzschlags und der Atemzüge nimmt stark ab, die Temperatur des Körpers sinkt bis auf 10°. So können Insektenfresser (Spitzmäuse, Igel), Fledermäuse, Nager (Schlafmäuse, Murmeltier u. a.) und Raubtiere (Dachs) ohne Nahrungsaufnahme durch den Winter kommen, indem sie lediglich von den im Körper aufgespeicherten Vorräten zehren. Diese Fähigkeit, „kalt zu werden und kalt zu bleiben", kommt aber nicht allen Säugern zu, und den Vögeln fehlt sie ganz.

Im allgemeinen können in der Luft nur homöotherme Tiere während des Winters aktiv leben. Sie brauchen dazu die Schutzmittel gegen zu große Wärmeabgabe und die Möglichkeit genügender Ernährung, damit sie Stoffwechselwärme produzieren können.

Die meisten unserer Säuger, auch die nicht winterschlafenden, haben für den Winter Schlupfwinkel, in die sie sich zurückziehen können, wenn sie nicht von der Nahrungssuche in Anspruch genommen sind. Meist sind es Erdhöhlen (Maulwurf, Mäuse, Hamster, Kaninchen, Fuchs), zuweilen Baumlöcher (Marder), seltener selbstgefertigte, warm ausgepolsterte Nester (Eichhorn). Ohne solchen Schutz können nur größere Säuger der Winterkälte trotzen, die Hirscharten, Wolf, Luchs, Wildschwein und als kleinster der Hase (vgl. S. 392). Vögel sind eher imstande, sich dem Winterfrost ungeschützt auszusetzen; sie haben einen so vorzüglichen Wärmeschutz, daß es genügt, wenn sie Deckung vor dem Wind suchen. Nur das Schneehuhn im hohen Norden[152]) und Auer- und Birkhuhn in Sibirien[153]) graben sich Höhlen in den Schnee und gehen in diesen ihrer Nahrung nach, indem sie die Blätter von Beerkräutern ausscharren und verzehren.

Zu den Mitteln gegen Wärmeabgabe gehört auch die periodische Verstärkung des Wärmeschutzes für den Winter. Den Säugern wächst im Herbst ein Winterpelz, der wesentlich dichter ist als der Sommerpelz und zu Beginn der warmen Jahreszeit wieder abgestoßen wird; auch bei den Vögeln wird durch die Herbstmauser das Federkleid dichter. Dazu kommt, besonders bei Pflanzenfressern, eine dicke Fettschicht infolge der guten Ernährung während des Sommers und Herbstes. Bei dem spitzbergischen Ren erreicht das Hautfett eine Dicke von 50—75 mm, bei dem skandinavischen bleibt sie wesentlich dünner[154]). Es ist bezeichnend, daß bei den Tieren der kalten Zone das Fett weicher ist und weniger leicht erstarrt als bei Bewohnern warmer Gebiete. Diese Speckanhäufungen dienen gleichzeitig als Zehrung während der nahrungsarmen Zeit des Winters; im Frühjahr sind dann die Tiere sehr abgemagert.

Größere Gefahr fast als die Kälte bringt den Homöothermen die Knappheit an Nahrung. Bei der Kürze der Wintertage können kleine Vögel wie Meisen und Goldhähnchen mit ihrem verhältnismäßig sehr hohem Nahrungsbedürfnis nur durch beständiges Futtersuchen genügend Nahrung finden, um durchzukommen (vgl. Lapicques Versuch mit *Estrilda* S. 399); wenn durch Nebel die Tage noch mehr verkürzt werden, müssen viele von ihnen verhungern. Einige Arten Vögel und Säuger der gemäßigten und kalten Zone haben die Gewohnheit, während der guten Zeit Vorräte für den Winter zu sammeln. Die Meisen und der Kleiber (*Sitta*)[155]) tragen Samen zusammen; der Eichelhäher (*Garrulus*) versteckt Haselnüsse und Eicheln in Baumspalten und unter Laub für späteren Verbrauch. Vor allem aber sind es Säuger, die Vorräte aufspeichern. Hamster (*Cricetus*) und Ziesel (*Spermophilus*) schleppen in ihre unterirdischen Kammern Getreidekörner zusammen, der Hamster zuweilen bis 25 kg; Siebenschläfer und Eichhorn sammeln Bucheckern und Nüsse; die Schermaus (*Microtus terrestris*) schleppt Wurzeln als Winterzehrung in ihren Bau. Solche pflanzliche Stoffe halten sich gut, wenn sie trocken untergebracht sind. Schwieriger ist es, Fleischvorräte unverdorben zu erhalten. Das macht der Eisfuchs so, daß er die erbeuteten Schneehühner oder dergleichen in einer Eishöhle

unterbringt; der Iltis (*Putorius putorius*) aber lähmt im Herbst Grasfrösche durch einen Biß in das Rückenmark und trägt sie in eine Höhlung zusammen[156]). Allerdings sammeln auch einige staatenbildende Insekten, wie Honigbiene und Ernteameise (*Messor*) Vorräte, jene Honig und Pollen, diese Pflanzensamen.

Schließlich gibt der Wechsel der Jahreszeiten für viele Homöotherme Anlaß zu mehr oder weniger weiten Wanderungen, durch die sie der Ungunst der schlechten Jahreszeit entgehen. Das gilt sowohl für Gegenden mit Trockenwinter wie für solche mit Frostwinter. Am bekanntesten ist von diesen Erscheinungen der Vogelzug, der im Spätsommer und Herbst eine Menge Vögel der gemäßigten und kalten Zone veranlaßt, wärmere Gegenden aufzusuchen. Nur sehr wenige mitteleuropäische Zugvögel, Wiedehopf (*Upupa*), Mehlschwalbe (*Delichon urbica*) und Uferschwalbe (*Hirundo riparia*), brüten auch in tropischen Gegenden, so daß man behaupten könnte, sie seien dort zu Hause, und die bei uns brütenden Stücke seien nur Vorposten. So dürfen wir also den Ort des Brütens als die Heimat unserer Sommervögel ansehen; sie ziehen in die Fremde. Sind sie ja doch im Besitz der vollkommensten Bewegungsart, des Fluges, der in dem ununterbrochen zusammenhängenden Luftmeer keine Hemmungen erfährt, außer durch ungünstige Windverhältnisse. Unter den vielen offenen Fragen des Vogelzugs ist auch eine von tiergeographischer Bedeutung: die Zugstraßenfrage. Alle Beobachtungen zeigen, daß jede Vogelart ihre Besonderheiten in der Abwicklung des Zuges hat[157]) — und trotzdem gibt es gemeinsame Wanderwege, die von vielen Arten in gleicher Weise innegehalten werden. In Mitteleuropa werden von v. Lucanus drei Hauptstraßen unterschieden: die westliche Küstenstraße, die italienisch-spanische und die adriatisch-tunesische Zugstraße. Sie sind nicht schmale Wege, sondern breite Bahnen; aber gemeinsam ist ihnen, daß sie sich ganz oder zum großen Teil den Meeresküsten und den Flußläufen anschließen (vgl. S. 404 f.). Die westliche Küstenstraße ist am meisten beflogen, von 13 Vogelarten bzw. Artgruppen, darunter Möwen, Seeschwalben, Enten, Nebelkrähe, Star, Drosseln. Die italienisch-spanische Zugstraße wird vor allem von Lachmöwe, Kiebitz, Waldschnepfe, Star und Singdrossel aus Österreich-Ungarn eingeschlagen. Auf der adriatisch-tunesischen Straße ziehen hauptsächlich Bewohner des östlichen Europa, Lachmöwe, Schnepfen, Reiher und viele Singvögel. Die Vereinigung so vieler, nach Gewohnheiten, Wohnplatz und Flugvermögen verschiedener Vogelarten auf der gleichen Straße zu verschiedenen Zeiten macht es wahrscheinlich, daß es eben besonders differenzierte Stellen des Luftmeeres, und vermutlich Stellen mit häufigen aufsteigenden Luftströmungen sind, die diese Vögel auswählen. Daß Vögel auch ohne solche Erleichterungen ziehen können, ohne Straßen, gleichsam querfeldein, beweisen die mit breiter Front fliegenden Finken, Schwalben, Blaukehlchen u. a.

Zu den Zugvögeln gehören alle, die sich von fliegenden Insekten ernähren (bei uns Schwalben, Segler, Fliegenschnäpper), weiterhin manche andere Insektenfresser (Kuckuck, Wiedehopf u. a.), aber auch

manche Körnerfresser und Grasfresser, die meisten Kostgänger der stehenden Binnengewässer und viele Raubvögel. Bei uns bleiben Körner- und Insektenfresser und eine beschränkte Zahl von Raubvögeln. In der Polarzone sind alle Vögel (außer dem Schneehuhn) Zugvögel. Gegen die mittleren Breiten nimmt die Zahl der Standvögel zu. Einige Arten ziehen bei uns fort, werden aber durch Artgenossen aus höheren Breiten ersetzt, die im Winter bei uns bleiben, z. B. Mäusebussard, vielleicht auch Eichelhäher. Andererseits können auch Vögel, die in einem Gebiete Standvögel sind, in anderen Gegenden ziehen; das Rebhuhn (*Perdix perdix*), bei uns ein strenger Standvogel, zieht im östlichen und südöstlichen Rußland südwärts zum Wolgadelta; der Star zieht in Norddeutschland; auf den Faröern mit ihrem ozeanischen Klima ist er Standvogel. So hängt der Zug nicht nur von dem besonderen Naturell oder von der Geschichte der Vogelart ab, sondern wird offensichtlich zugleich vom Klima des Wohnorts bedingt.

So umfangreiche jahreszeitliche Wanderungen wie bei den Vögeln kommen bei den Säugern nicht vor; immerhin lassen sich bei einigen Säugern ebenfalls regelmäßige Winter- und Trockenzeitwanderungen verfolgen. Dem Vogelzug am ehesten vergleichbar sind die Wanderungen der Fledermäuse. Manche nordische Fledermäuse ziehen nach wärmeren Winterherbergen: *Vesperugo nilssoni* wandert aus dem nördlichen Rußland zur Überwinterung nach Schlesien, Mähren, Oberfranken, ja bis zu den Alpen; *V. dasycneme* verläßt im Herbst die norddeutsche Tiefebene, um in den Felsenhöhlen der Mittelgebirge eine geschützte Stätte für ihren Winterschlaf zu finden[158]). Von den Fledermäusen des nördlichen Amerika wandern besonders die Bewohner von Baumhöhlen zur Überwinterung südwärts, zum Teil bis zu den Bermudas[158]). Regelmäßige Wanderungen zu Beginn der kalten Jahreszeit unternehmen viele Wiederkäuer. Besonders eindrucksvoll waren sie beim amerikanischen Bison, dessen gewaltige Herden sich im Herbst südwärts bewegten — aber nicht derart, daß sie von Canada bis zu den Küstenländern des mexikanischen Golfs zogen; zwar waren auf der ganzen Strecke die Bisons in Bewegung, aber es war eine Parallelverschiebung der ganzen Masse, derart, daß die nördlichsten Herden nicht den Republican River, den nördlichen Quellfluß des Kansas (40° nördl. Br.) nach Süden überschritten. Auch bei Hirschen sind solche Wanderungen bekannt. Die Wapitis des Yellowstone Parks ziehen in das Hochtal von Jacksons Hole im Felsengebirge, wo sich ihrer im Winter bis gegen 40000 zusammenfinden[159]); der Maral des Thianschan und Altai steigt am Südabhang der Gebirge herab, um im Frühjahr wieder bergan zu wandern und im Sommer an der Schneegrenze zu verweilen[160]); das ostsibirische Reh (*Cervus pygargus*) wandert am Ende der guten Jahreszeit in großen Rudeln von 300—500 Stück südwärts nach der Mandschurei, um Ende März wieder nach Norden zurückzukehren[161]). So wandern die Pelzrobben (*Otaria*) des Pazifik in der warmen Jahreszeit nordwärts zu ihren Brunstplätzen, im Herbst wenden sie sich wieder nach Süden. Die große Mehrzahl der Standvögel und Säuger des Hochgebirges zieht sich im Herbst in

geschützte, tiefer gelegene Talgegenden zurück; selbst Winterschläfer, wie das Murmeltier (*Marmota*), suchen hier ihre Winterquartiere.

Auch der Wechsel von Regen- und Trockenzeit veranlaßt Wanderungen. In Afrika wurden große Fledermauszüge zu Beginn der Trockenzeit wandernd beobachtet. Antilopen, Zebras und Strauße weichen, oft zu gewaltigen Herden geschart, aus der glühenden dürren Steppe; der Elefant sucht während der Trockenzeit die Gebirgswälder auf und geht in Abessinien, am Kenia und Kilimandscharo und in Ceylon hoch hinauf im Gebirge, oder er zieht sich in die Gallerie-wälder an den Flußläufen zurück, und ähnlich verhält sich das Nashorn, das z. B. in Java ebenfalls zu den Berggipfeln emporsteigt.

So findet die Periodizität des Klimas auch im Leben der Homöothermen ihren Ausdruck.

Die Beschaffenheit des Untergrundes ist für viele Lufttiere von großer Wichtigkeit. Vor allem sind solche Tiere, die im Boden selbst leben, sich in ihm bewegen, Gänge bohren und Höhlen graben müssen, von der Beschaffenheit des Bodens in ihrem Vorkommen abhängig und in ihrer Körpergestalt bedingt. Aber auch jene Tiere, die sich auf dem Boden bewegen, zeigen Einwirkungen von bestimmten Besonderheiten des Untergrundes und Anpassungen an seine Verschiedenheiten.

Die im Boden lebenden Tierarten sind einerseits Bohrtiere, wie Regenwürmer, Enchytraeiden und Fadenwürmer, andererseits zahlreiche Insektenlarven oder fertige Grabinsekten, wie die Maulwurfsgrille (*Gryllotalpa*) und die bodenbrütigen Hymenopteren, auch manche Spinnen; schließlich gehören hierher auch die Wirbeltiere, die sich zum Schutz für sich und ihre Brut, zum Teil auch noch zur Nahrungssuche (*Typhlops*; Maulwurf, Schermaus) Gänge und Höhlen auswühlen.

Es ist einleuchtend, daß ein harter Untergrund, wie Fels, für solche Tiere keine Wohnplätze bietet; es gibt keine Lufttiere, die sich in Felsen einbohren könnten, wie im Meere Bohrmuscheln, Bohrschwämme und Seeigel. Die übrigen, aus dichter oder lockerer gefügten Körnchen zusammengesetzten Böden, sind je nach ihrem Zusammenhalt von verschiedenen Tieren bevorzugt. Lehmböden sind für viele Graber zu hart; das Kaninchen z. B. gräbt nicht gern in Lehm; auch Schmetterlingsraupen und Käferlarven sind hier kaum zu finden. Wohl aber legen viele Tiere hier Bauten an, denen durch die Festigkeit des Bodens eine gewisse Dauerhaftigkeit gewährt wird. Im Boden festgetretener Wege graben die Erdbienen (*Andrena*) ihre Brutlöcher, in deren jedem sie Nahrungsvorrat und ein Ei unterbringen. Senkrecht abfallende Lehmwände sind nicht selten dicht durchbohrt von den Brutröhren von Bienen und Wespen (*Anthophora*, *Osmia*, *Odynerus*). Ebenfalls in solche Lehmwände hinein, mit Vorliebe an Flußufern, bohren Vögel ihre Nisthöhlen, Uferschwalben (*Cotyle*), Bienenfresser (*Merops*) und Eisvögel (*Alcedo*). Da an solchen geeigneten Plätzen kein Überfluß ist, nisten diese Vögel gesellig und oft in so großen Mengen beieinander, daß die Wände siebartig durchbohrt erscheinen; Zaroudnoï[162]) fand in den transkaspischen Oasen Pindé und Mero

die Nisthöhlen der Uferschwalben so dicht beisammen, daß mehrfach nicht mehr als 3 cm Zwischenraum zwischen ihnen war, und an den Ufern des Essequibo (Brit. Guiana) sah Schomburgk[163]) die vier dort vorkommenden Arten der Königsfischer (*Alcedo amazona, superciliosa, bicolor, americana*) in voller Eintracht dicht nebeneinander brüten.

Humus von mehr oder weniger lockerer Beschaffenheit ist der bevorzugte Wohnplatz der Regenwürmer, Enchytraeiden und Nematoden; doch darf er keine freien Humussäuren enthalten. Wenn er besonders locker ist, kommen auch Maulwurfsgrille, Engerling (Larve von *Melolontha*) und Erdraupen (*Agrotis*-Arten) gern darin vor; aber sie finden sich auch im Sand, z. B. in den Dünen der Nordseeinseln. Regenwürmer, Engerlinge und Erdraupen bilden die Hauptbeute der Maulwürfe, die mit ihnen die Wohnsitze teilen und im Boden ihre Jagdgänge ziehen. Im Humusboden bauen auch Hamster und Ziesel ihre Burgen, Mäuse und Wühlmäuse haben hier ihre Röhren. Noch lockrerer Boden bis zum reinen Sand hat besonders viele Insekten als Bewohner. Die Larve des Walkers (*Polyphylla fullo*) frißt an den Wurzeln der auf leichtestem Sandboden vorkommenden Gras- und Holzarten; die Larven der Sandlaufkäfer (*Cicindela*) bauen hier ihre runden Röhren, in denen sie auf Beute lauern; manche Raub- und Wegwespen (*Cerceris, Bembex, Ammophila*) legen in Sand ihre Brutlöcher an, die sie je mit einem gelähmten Beutetier und 1 Ei beschicken. Hier lebt in Südamerika und im heißen Afrika der Sandfloh (*Sarcopsylla*), das ♀ vorübergehend, das ♂ dauernd. Im Sand legt der Ameisenlöwe (Larve von *Myrmeleo*) seine Fangtrichter an und verpuppt sich später, und ähnliche Sandtrichter baut in Tunis eine Fliegenlarve[164]). In den Sandboden wühlen sich in afrikanischen Dünengebieten gern die Dunkelkäfer (Tenebrioniden, z. B. *Pimelia, Erodius, Adesmia*) ein. An geeigneten Stellen bestimmen diese Sandinsekten das Gepräge der Fauna[165]). — Ebenso verbergen sich manche Reptilien, wie der Apothekerskink (*Scincus*) und die Hornviper (*Cerastes*) im Sand. Höhlenbrütende Seevögel, wie viele Sturmvögel und Taucherarten, graben ihre Bruthöhlen in den Dünensand[166]). Überall ist die Bodenkonsistenz maßgebend für die im Boden wohnenden Tierarten.

Aber auch die Tiere, die sich auf der Oberfläche des Bodens bewegen, sind an eine bestimmte Beschaffenheit des Untergrundes gebunden. Besonders wieder die physikalischen Verhältnisse des Untergrundes, weniger die chemischen, sind in ihren Wirkungen auf die Tierwelt augenfällig.

Es gibt ausgesprochene Felstiere, ohne daß wir bisher sagen können, welche Eigenschaften sie von ihren Verwandten auf anderem Untergrund unterscheiden. Schwalben, Hausrotschwanz und Felstaube, die als Kulturfolger an den Steinhäusern des Menschen nisten und auf den Ziegeldächern ruhen, sind in der freien Natur Felsbewohner, ebenso der Mauerläufer (*Tichodroma*) u. a. Die Paviane finden sich vorwiegend im Felsgebiet, ebenso wie der Klippschliefer (*Hyrax*); jene sind durch ihre Greifhände, dieser durch Saugballen seiner Sohlen zum

Klettern am Felsen geeignet. Auch viele Huftiere (Wildschafe, Steinböcke) sind Felstiere, andere Huftiere (Pferde, Wildrinder, Antilopen) verlangen wenigsten harten, unnachgiebigen Boden, der diesen Läufern ein starkes Widerlager für das Abstoßen bietet. Die Geschwindigkeit der Läufer wächst mit der Beschränkung der Reibungsflächen am Boden; so finden wir hier starke, aber verhältnismäßig kleine, zierliche Hufe. Die Hornschuhe dieser Hufe sind auf starke Abnutzung eingerichtet und wachsen beständig nach; wo die Tiere auf zu weichem Untergrund gehalten werden, wie das in Ungarn eingeführte Muffelwild (*Ovis musimon*)[167]) oder die Pferde auf dem moorigen Boden der Falklandsinseln[168]), wachsen aus Mangel an Abnutzung die Hufe schnabelartig aus. Außerdem sind alle zweibeinigen Springer unter den Säugern (außer dem baumbewohnenden *Tarsius* und den Baumkänguruhs Neu-Guineas) an solchen Boden gebunden. In Europa, Asien, Afrika, Amerika sind es Nager, die sog. Springmäuse (*Dipus Alactaga, Pedetes; Jaculus*), in Australien wird ihre Rolle von den Känguruhs übernommen. Von Vögeln sind die großen Ratiten (Strauß, Nandu, Kasuare) Bewohner festen Bodens; die beiden ersten sind Steppentiere, und die Trappen schließen sich ihnen an. Die Anpassung an das Laufen ist bei ihnen allen durch Verminderung der Zehenzahl auf drei, beim Strauß sogar auf zwei erreicht (kleinere Reibungsfläche). Auch manche Wirbellose sind an Felsen gebunden[169]). Ausgesprochene Felsenschnecken, wie *Patula rupestris* und manche Clausilien, findet man nicht leicht an Sträuchern oder umgekehrt. Der im Gebirge lebende Falter *Parnassius mnemosyne* hält sich an die mit großen Felsblöcken übersäten Schutthalten; Plätze mit zusammenhängendem Graswuchs meidet oder überfliegt er.

Loser, nachgiebiger Untergrund, wie Sand, bietet für die schnelle Bewegung schwerer Tiere ein Hindernis; sie sinken ein und finden keinen genügenden Widerstand für das Abstoßen des Körpers. Deshalb ist es von Wichtigkeit, daß ihre Sohlen verbreitert werden. Selbst dem Kamel mit recht breiten Sohlen macht tiefer Sandboden Beschwerden, aber vermöge seiner langen Beine kann es ihn leichter überwinden als andere[170]). Die weiße Gazelle (*Gazella loderi*) und die Mendesantilope (*Addax nasomaculatus*) in den Flugsanddistrikten der inneren Sahara haben abweichend von ihren Verwandten breite Hufe. Kleine Säuger und Vögel aber brauchen unter lockerem Sand kaum zu leiden. Sandbewohnende Reptilien haben an ihren Zehen nicht selten Verbreiterungen, um ein Einsinken im Sande zu erschweren; das hat sich konvergent bei Eidechsen der alten wie der neuen Welt ausgebildet und findet sich z. B. bei dem Geko *Ptenopus* aus südafrikanischen Wüsten ebenso wie bei den *Uma*-Arten nordamerikanischer Wüsten (Abb. 115). — Wegen ihrer schleimklebrigen und wohl auch gegen den mechanischen Reiz der Sandkörner empfindlichen Sohlen sind Schnecken durchaus sandfeindlich.

Tiefer Schnee und morastiger Boden bieten für größere Tiere ganz ähnliche Bedingungen wie der Sand. So sind denn auch hier

Verbreitungen der Sohlen bei den Säugern eine häufige Erscheinung. Tapier und Schweine mit ihren zahlreichen Zehen sind echte Huftiere des Sumpfbodens. Das Ren (*Rangifer tarandus*) ist weit mehr als der Hirsch und selbst mehr als der Elch für solchen nachgibigen Boden geeignet; seine breithufigen Zehen spreizend und die Läufe beugend, daß es fast auf den Hessen (Mittelfuß) läuft, gelangt es schnell über nachgiebige Krusten und durch tiefen Schnee, in dem ein Hirsch nicht 50 m vorwärts kommen kann[171]. Auch der Elch (*Alce alces*) kann seine Hufe so spreizen, daß ihre Spitzen 12—13 cm auseinanderstehen, und die Afterklauen stehen seitlich vom Ballen ab. Auch Sumpfantilopen (*Limnotragus*, *Cobus*, *Tragelaphus spekii*), das Okapi der Sumpfwälder Mittelafrikas und der Thanin (*Cervus eldi*) haben ungewöhnlich lange Hufe (Mangel an Abnutzung), die ihnen eine vermehrte Sicherheit gegen Einsinken bieten[172]. Bei den Schneehasen sind die Sohlen der Läufe ganz auffallend stark und abstehend behaart, so daß *Lepus americanus* dort bei den Jägern das Schneeschuhkarnikel heißt[173]. Wie die Beute, so sind auch die Verfolger dem Laufen über den Schnee angepaßt: der Luchs ist in den Ländern der Hudsonsbai eigentümlich großpfotig; Hirsche werden vom Puma (*Felis concolor*) nur zu Zeiten tiefen Schnees erfolgreich verfolgt, wo sie langsamer voran kommen, während den Räuber die gespreizten Zehen wie Schneereifen tragen. Die Schwimmvögel werden durch ihre Schwimmhäute vor dem Einsinken in den weichen Schlamm geschützt, wenn sie am Ufer stehen; bei dem Flamingo (*Phoenicopterus*) ist dies die Hauptbedeutung der „Schwimmhäute".

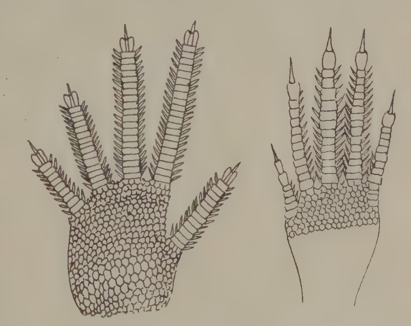


Abb. 115. Sohlen von Sandsauriern, durch Fransen verbreitert; a) Hinterfuß von *Ptenopus garrulus*, b) Hand von *Uma rufopunctata*. Nach E. D. Cope.

Die verschiedenen Bodenarten weichen auch in ihrem Verhalten gegenüber der Erwärmung voneinander ab. Insbesondere ist Fels- und Geröllboden an südlichen und südwestlichen Hängen, vor allem Kalkboden ein Wärmespeicher. Die südliche Flora z. B. rückt auf Kalkboden weiter nach Norden und an den Bergen hinauf als auf feuchtem Tonboden; gewisse Pflanzen, die in Norddeutschland und auf den britischen Inseln an Kalkuntergrund gebunden sind, „kalkstet" erscheinen, sind es nicht in milderem Klima[174]. So bilden Kalkfelsen und -halden auch einen bevorzugten Standort für stenotherm-wärmeliebende Tiere. Die klotzartigen Kalkklippen z. B., die aus den Hügeln der oberen Rheinebene unterhalb Basel aufsteigen, der Isteiner Klotz, der Schafberg, die Kalkfelsen von Rufach, die weinberühmten Vorberge der Vogesen mit ihrem Kalkboden sind, ebenso wie das Kaiserstuhlgebirge im Breisgau, förmliche Brennpunkte des südlichen Lebens[175]. Schnecken, die sonst im Mittelmeergebiet zu Hause sind, kommen in Deutschland in zerstreuten Kolonien, ausschließlich auf Kalk, vor, z. B.

Buliminus detritus, *Xerophila ericetorum*, *Cyclostoma elegans*, *Pomatias septemspirale*[176]; *Patula rupestris* hat in Schlesien die Eiszeit auf den Kalkgründen des Kitzelbergs bei Kauffung überdauert[177]. Auch xerotherme Insekten sammeln sich bei uns an solchen Wärmeinseln: die Gottesanbeterin (*Mantis*), die Mordwanze (*Harpactor*), die Singzikade *Tibicina haematodes*, der Netzflügler *Ascalaphus macaronius*, der Schmetterling *Limenitis camilla* u. a.

Weniger beachtet wurde bisher der Einfluß, den die chemische Beschaffenheit des Untergrundes auf die Tierwelt hat. Am einleuchtendsten ist ein solcher Einfluß bei Kalkboden. Kalk ist für viele Tiere ein notwendiger Nahrungsbestandteil. Insbesondere müssen im allgemeinen die Gehäuseschnecken und die Säuger als Kalkzehrer betrachtet werden. Die Schnecken brauchen den Kalk für ihre Schale, den Liebespfeil, den Winterdeckel und den zähen Hautschleim; die Säuger müssen Kalk aufnehmen zur Festigung ihres Skeletts, und besonders die Familie der Hirsche braucht ihn für den Aufbau des alljährlich gewechselten, beim Edelhirsch bis zu 5—8 kg und mehr wiegenden Geweihes der Männchen. Für Gehäuseschnecken ist schon lange erkannt worden, daß sie auf Kalkboden besonders zahlreich sind an Arten und Stücken. So kommen von den 91 Landschneckenarten um Basel 81 auf Juraboden, 33 auf Tertiär und Diluvium, 40 auf rechtsrheinischem Jura, 60 auf Muschelkalk und 35 auf Urgestein vor[178]. Während das Riesengebirge im allgemeinen schneckenarm ist, entwickelt sich dort, wo der Kalkgehalt des Gesteins zunimmt, z. B. auf den Kalkfelsen im Aupatal und bei Hohenelbe, die Schneckenfauna etwas reicher[179]. Kalkarme Gebirge, wie Taunus und Cevennen[180], ebenso wie die kalkarmen Heiden mit dem kalkfeindlichen Heidekraut (*Calluna*) sind schneckenarm. Auch auf den Salomons-Inseln z. B. sind Landschnecken in den Kalkgebieten zahlreicher als in denen mit vulkanischem Untergrund[181]. Freilich ist von manchen Seiten bestritten worden, daß dies Gedeihen der Schnecken auf Kalk dem Chemismus des Bodens zu danken sei; vielmehr liege die Ursache dafür in der Menge von Spalten und Schlupfwinkeln im Gegensatz zum Urgestein und in der größeren Wärmespeicherung des Kalkbodens. Zweifellos sind diese auch von Bedeutung. Aber wichtig ist, daß Nacktschnecken auch auf Urgestein nicht seltener sind als auf Kalk. Sicher aber ist für die Ausbildung der Gehäuse der kalkhaltige Boden weit günstiger. Vergleicht man bei *Arianta* (*Helix*) *arbustorum* das Gewicht des leeren Gehäuses mit dem Gesamtgewicht des Tieres, so zeigt sich, daß auf kalkarmem Boden das Gehäuse nur 15—25%, auf kalkhaltigem Boden dagegen bis über 35% des Gesamtgewichts wiegt[182]. Allerdings zeigt das Gesamtgewicht keine Abhängigkeit vom Kalkgehalt. — Auch die Tausendfüßer der Gattung *Gervaisia* (Glomeriden) sind an kalkreichen Untergrund gebunden[183].

Daß Kalk auch für das Gedeihen mancher Säuger förderlich ist, geht aus einer Reihe von Untersuchungen hervor. Rehböcke tragen in Gegenden mit kalkhaltigem Untergrund, unter sonst gleichen Bedingungen, stärkere Gehörne. In der Gegend von Gießen setzen sie

am besten auf, wo Basaltlehm vorherrscht; wo aber Sandboden mit wenigen mineralischen Nährstoffen vorhanden ist, sind die Gehörne gering[184]). Die Böcke der Schwäbischen Alb mit ihren Kalken haben weit kräftigere Gehörne als die des Schwarzwalds auf Buntsandsteinboden. Aber auch die sonstige Stärke, das Körpergewicht, ist auf Kalkboden bedeutender. Um bei Vergleichungen Fehlerquellen zu vermeiden, muß man Rehe aus demselben Klima vergleichen, damit nicht, nach der Bergmannschen Regel, andere Faktoren für die Vergrößerung des Körpergewichts in Betracht kommen. Das Wildpretgewicht des Rehwilds aus Württemberg schwankt nach dem Durchschnitt in den verschiedenen Forstbezirken zwischen 11,4 und 16,2 kg; ordnet man die Forstbezirke nach den Rehgewichten in drei Abteilungen: solche unter dem Durchschnitt, solche nahe diesem und solche über dem Durchschnitt, so sind fast alle Schwarzwaldbezirke mit ihrem Buntsandstein unter dem Durchschnitt, dagegen fast alle Jura- und Muschelkalkbezirke über dem Durchschnitt; ebenso sind die Höchstgewichte der Rehe aus Kalkgebieten größer als aus solchen mit kalkarmem Boden[185]). Die Hausrinder leiden in Urgebirgen (Schwarzwald, sächsisches Erzgebirge, Norwegen) zuweilen an Knochenbrüchigkeit, weil die Nahrung ihnen nicht die für die Festigung des Skelettes nötige Kalkmenge bietet. Vor allem aber sind für den Menschen umfassende Untersuchungen angestellt, die zeigen, daß in Orten mit kalkreichem Trinkwasser die Zahl der gesunden Gebisse größer (vgl. Tabelle), die Alkaleszenz des Speichels

Durchschnittliche Gesamthärte des Trinkwassers in deutschen Härtegraden	Zahl der untersuchten		Durchschnittszahl der erkrankten Zähne	Durchschnittlicher %-Satz der erkrankten Zähne	%-Satz der völlig gesunden Gebisse
	Ortschaften	Kinder			
unter 2,0°	15	5185	9,1	37,0 %	1,3 %
2,0—4,9°	21	5092	8,3	33,7 „	3,4 „
5,0—9,9°	22	3875	7,4	29,7 „	4,3 „
10,0—14,9°	21	3214	6,9	27,4 „	6,5 „
15,0—19,9°	18	3240	6,6	26,7 „	6,4 „
20,0—24,9°	19	3513	5,9	23,9 „	9,8 „
25,0—29,9°	17	2632	4,7	18,9 „	14,5 „
30,0—37,9°	11	2004	4,2	17,1 „	17,9 „
über 38°	14	2833	3,8	15,4 „	20,2 „

bedeutender, die Verhältniszahl der Militärtauglichen bei den Musterungen erheblicher ist[186]). Kalkarmut des Trinkwassers scheint das Auftreten von Rhachitis zu begünstigen; dagegen bleiben Arbeiter in Kalk- und Gipsbrüchen in auffälliger Weise von Tuberkulose verschont[187]. Kleinere pflanzenfressende Säuger werden leichter imstande sein, sich die nötige Kalkmenge zuzuführen, da ihr Nahrungsquantum verhältnismäßig größer, ihr Knochengewicht aber verhältnismäßig geringer ist als für größere Tiere. Für Fleischfresser kommt wahrscheinlich der Kalkvorrat des Bodens gar nicht in Frage, da ihre Beute für sie Kalk sammelt.

Auch kalkfeindliche Wirbeltiere scheint es zu geben. Der Feuersalamander (*Salamandra maculosa*) fehlt in Mitteldeutschland auf Muschel-

kalk, kommt aber in Menge auf Buntsandstein, Keuper und Granit vor; die Larven können sich in hartem Wasser nicht entwickeln.[188])

Kochsalzhaltiger Boden hat, wie in seiner Pflanzenwelt, so auch in seiner Tierwelt besondere Züge. Vor allem ist es eine Anzahl kleiner Käfer aus den Familien der Carabiden, Anthiciden und Staphyliniden, die sich nur hier finden und an weit verstreuten Orten, wo entsprechende Bedingungen herrschen, nebeneinander vorkommen, während sie an anderen Stellen fehlen. So findet sich z. B. der Carabide *Pogonus luridipennis* am Salzigen See (Mansfeld), in Staßfurt und Sülldorf, an den Salzsümpfen von Dieuze (Lothringen), am Neusiedler See, den Salinen von Capodistiria und am Meeresstrand; *Bembidium aspericolle* kennt man vom Salzigen See, Staßfurt, Kreuznach, vom Neusiedler See, von salzigen Gewässern Sibiriens und von der Meeresküste; ähnlich wird der Staphylinide *Bledius spectabilis* am Salzigen See, bei Aschersleben, Kreuznach, am Neusiedler See und an der Meeresküste gefunden. An den Meeresküsten finden sich halophile Wanzen; die Acanthiiden *Chiloxanthus pilosus* und *Halosalda lateralis* laufen auf dem Schlick des Außendeichlands im Wattenmeer, andere (z. B. *Conostethus salinus*) finden sich an Salzpflanzen[189]). — Von Landschnecken sind z. B. *Helix pisana* in Südwesteuropa bis Südengland und *Pupa maritima* in Kuba an die Meeresküste gebunden. Bei allen diesen ist von den näheren Beziehungen zu dem Kochsalzgehalt ihres Aufenthaltsortes nichts bekannt.

Anders bei Säugetieren. Ganz allgemein haben pflanzenfressende Säuger, besonders die Wiederkäuer, ein Bedürfnis nach Kochsalz; sie brauchen Natrium zur Kompensation der reichen Kaliummengen, die sie mit der Pflanzennahrung aufnehmen[190]). Auch beim Menschen zeigt sich, daß Jäger- und Fischervölker, die nur von Fleisch leben, das Salz entbehren können, nicht aber Ackerbauer. Natürliche Salzlecken werden vom Wild gern aufgesucht; die sog. Bracks in den südwestafrikanischen Steppen (Kaokofeld) bilden gegen Ende der Trockenzeit eine Sammelstelle für die Antilopen, die dort ihren Salzbedarf decken[191]). Für manche Arten ist reichliche Kochsalzzufuhr ganz unentbehrlich. Nach Pallas degeneriert das sibirische Fettschwanzschaf, wenn es von gewissen salzhaltigen Weiden entfernt wird[192]). Das Kamel ist an Salzpflanzen gebunden; der Agûl (*Alhagi camelorum*), der Saxaul (*Haloxylon ammodendron*), der Charmykstrauch (*Nitraria schoberi*) und ähnliche Pflanzen des Salzbodens sind zu seinem Gedeihen erforderlich; auch genießt es gierig die weißen Salzeffloreszenzen auf dem Boden der Wüste. Auf der fettesten Weide magern die Kamele ab, wenn sie keine Salzpflanzen haben. Wo im Gebirge die Salzlecken und die Halophyten aufhören, fehlen auch die wilden Kamele[193]).

Einer Besonderheit sei hier noch gedacht, für die freilich eine einleuchtende Erklärung noch fehlt: es ist die Abhängigkeit im Vorkommen mancher Tiergruppen von den geologischen Formationen, wofür einige statistische Einzelbeobachtungen vorliegen. Auf der iberischen Halbinsel soll nach Gadow[194]) für Amphibien und Reptilien der rote Sandstein am günstigsten sein; für Amphibien folgen dann der Reihe

nach Granit, Tertiär, Paläozoikum und zuletzt mesozoischer Kalk; für Reptilien rückt der mesozoische Kalk an zweite Stelle und die übrigen folgen in gleicher Reihenfolge. In Matabeleland kommt, nach den Angaben von Chubb[195], von Elefantenspitzmäusen *Elephantulus rupestris* überall auf Granit, *Nasilio brachyrhynchus* nur auf Schiefer vor; von Eidechsen wurde keine einzige Art gefunden, die diesen beiden Formationen gemeinsam wäre; doch lassen sich Parallelreihen stellvertretender Formen aufstellen. Hier kann nur eine eingehende Analyse der Lebensbedingungen auf verschiedenem Untergrund weiter führen.

Die verschiedenen Lebensgebiete, deren Lufttiere in ihrer Verbreitung zu besprechen sind, lassen sich in folgender Weise gruppieren: Wald; trockenes offenes Land (Grasland, Steppe, Wüste); wasserreiches offenes Land (Sümpfe, Brücher, Tundra, Flußufer und Meeresküste); Hochgebirge; Polargebiete (Schneewüste); Inseln; unterirdische Räume (Höhlen); Kulturlandschaft.

Diese einzelnen Biotope sind zwar nicht scharf gegeneinander gesondert und die Lebensgemeinschaften, die sie beherbergen, sind nicht völlig in sich geschlossen. Immerhin sind es große gemeinsame Kennzeichen, die die Angehörigen jeder Gruppe verbinden und gegen jede andere unterscheiden.

Literatur.

1) K. Hasebrock, ZJb. Syst. 37, S. 567—700. *Pax, Tierwelt Schlesiens, S. 127 f. — **2)** Arn. Heim, Ztschr. Ges. f. Erdkunde, Berlin, Jg. 1916, S. 10. — **3)** *Lehmann, Kamel, S. 42 f. — **4)** H. Gadow, Proc. Zool. Soc. 1905², S. 239. — **5)** *v. Martens, Ostasien Zool., 2. T., S. 425. — **6)** M. v. Kimakowicz-Winnicki, ZJb. Syst. 37, S. 327, 322. — **7)** F. Dahl, Die Asseln Deutschlands. Jena 1916, S. 62. — **8)** Nach Th. H. Morgan, Experimentelle Zoologie (Deutsche Übersetzung), Leipzig 1909, S. 31 f. — **9)** F. Megušar, Verh. Ges. D. Natf. Ärzte, 85. Vers. 2¹, S. 717. — **10)** C. W. Beebe, Proc. 7. Int. Z. Kongr. 07, S. 699—701. — **11)** Set-Smith, The Agricult. Magazine N. S. 7, 1907 (aus Przibram, Experimentalzoologie 3, S. 202). — **12)** *Leydig, Horae S. 89. — **13)** Hasbrouck, Am. Naturalist 27, S. 638—649. — **14)** F. W. True, Proc. U. S. Nation. Mus. 19, S. 16. — **15)** E. Lönnberg, ZJb. Syst. 10, S. 569—595. — **16)** A. Seitz, ZJb. Syst. 5, S. 329 f. — **17)** Kosmos 1, S. 374 ff. — **18)** F. v. Köppen, Petermanns Mitt. 17, S. 361—366. — **19)** L. Frédéricq, Arch. internat. physiol. 2, S. 210. — **20)** Albert Huber, A. f. Natg. 1916, A⁷, S. 1—120. — **21)** A. Handlirsch, SB. Ak. Wiss. Wien Math.-natw. Kl. 122, S. 361—396. — **22)** B. Dürigen, Deutschlands Reptilien und Amphibien. Magdeburg 1890. — **23)** *Saville-Kent, Naturalist, S. 73. — **24)** *Wintersteins Handbuch 3², S. 60 f., S. 66. — **25)** S. Exner, Arch. ges. Physiol. 61, S. 427 u. 63, S. 305. — **26)** A. Magnan, Bull. Mus. d'hist. nat. Paris 1911, S. 491 f. — **27)** Ztschr. f. Biol. 41, S. 113. — **28)** M. Rubner, Ztschr. f. Biol. 19, S. 535. — **29)** Carl Bergmann, Göttinger Studien 1847. J. A. Allen, Smithsonian Report 1905, S. 375—402. B. Klatt, SB. Ges. Natf. Frde. 1913, S. 327—361. Hans v. Boetticher, ZJb. Syst. 40, S. 1—56. E. Stresemann, Verh. Ornithol. Ges. Bayern 12, S. 277—304. R. Hesse, Geogr. Ztschr. 27, S. 9 f. — **30)** *Hartert, Vögel 3, S. 1792 ff. — **31)** R. Ridge-

way, Birds of North and Middle America, Washington 1907, 4, S. 303—327. — 32) E. Hartert, Trochilidae in *Tierreich, 9. Lief. — 33) *Hartert, Wanderjahre, S. 94. — 34) *Hartert, Vögel, S. 1367ff. — 35) A. Laubmann, ZJb. Syst. 39, S. 74. — 36) P. Matschie, SB. Ges. Natf. Fr. 1918, S. 300—304. — 37) G. E. H. Barrett-Hamilton, Proc. Zool. Soc. 1900, S. 87—92. — 38) *Brehms Tierleben, Säugetiere 2, S. 241f. — 39) W. Leche, Zool. Gtn. 14, S. 64f. — 40) C. H. Merriam in *North Amer. Fauna Nr. 8, S. 202f. — 41) F. W. True, Proc. U. S. Nation. Mus. 19, S. 1—112. — 42) *Brehms Tierleben, Säugetiere 3, S. 92. — 43) E. Lönnberg, Ark. f. Zool. 8, Nr. 19. — 44) *Hartert, Vögel, S. 880f. u. S. 52. — 45) J. D. Figgins, ZBl. Zool. Biol. 5, S. 105. — 46) *Brass, Reich der Pelze, S. 459. — 47) F. B. Sumner, Amer. Naturalist 45, S. 90—98. — 48) W. B. Spencer, Australasian Ass. Adv. Sc. 4. Meet. Hobart 1892, S. 82—124. — 49) E. Stresemann, Verh. Ornith. Ges. Bayern 12, S. 277—304. — 50) *Bennett, Gatherings, S. 225. — 51) *Brehms Tierleben, Vögel 1, S. 82 u. 35. — 52) *Hutton a. Drummond, Animals New Zealand, S. 167. — 53) *Hartert, Vögel, S. 140, 1553ff., 1577, 1605. — 54) *Brass, Reich der Pelze, S. 452. — 55) O. Graf Zedlitz, Journ. f. Ornithol. 62, S. 608—678 u. 63, S. 1—120. — 56) Oldf. Thomas, Ann. Mag. Nat. Hist. (7) 14, S. 99. — 57) *Brehms Tierleben, Säuger 3, S. 605. — 58) G. S. Miller, Smithsonian Bull. 57. — 59) A. J. Malmgren, A. f. Natg. 1864^1, S. 84—86. — 60) A. Nehring, SB. Ges. Natf. Fr. 1899, S. 1f. — 61) Th. Noack, Waidmann 22, S. 311. — 62) *Blanford, Mammals, in Fauna of Brit. India. — 63) R. J. Pocock, Proc. Zool. Soc. 1907^2, S. 731. — 64) P. Mahlich, Unsere Kaninchen, 2. Aufl. 1909, S. 72. — 65) L. Döderlein, Zoologica 27^4 (Heft 71). — 66) L. Lapicque, Bull. Mus. d'hist. nat. Paris 1911, S. 2—7. F. Groebbels, Ztschr. f. Biol. 70, S. 502. — 67) R. Hesse, ZJb. Phys. 38, S. 353ff. — 68) Zool. Gtn. 5, S. 12. — 69) *Brehms Tierleben, Säuger 2, S. 26. — 70) B. Klatt, SB. Ges. Natf. Fr. 1913, S. 339. — 71) P. Schiefferdecker, Biol. Cbl. 37, S. 534ff. — 72) *Lehmann, Kamel. — 73) *Wallace, Island Life, S. 5. — 74) H. Stauder, Z. f. wiss. Insbiol. 9, S. 236—239. — 75) K. Görnitz, Journ. f. Ornith. 71, S. 456—511. — 76) W. Hausmann, Biochem. Ztschr. 30, S. 276—316. F. B. Solger, Strahlentherapie 2, S. 92—103. — 77) *Darwin, Werke 2, S. 32. — 78) F. Weidenreich, Z. f. Morph. u. Anthrop. Sonderheft 2, 1912, S. 92f. — 79) J. Šečerov, A. f. Entw.-Mech. 34, S. 742—748. — 80) P. Krüger u. H. Kern, A. f. ges. Physiol. 202, S. 130. — 81) P. Knuth, Blumen und Insekten auf den nordfries. Inseln. Kiel u. Leipzig 1894. — 82) G. G. Dobson, Ann. Mag. N. H. (5) 14, S. 153—159. — 83) *Hartert, Vögel, S. 44. — 84) A. Seitz, ZJb. Syst. 20, S. 392. — 85) *Bates, Naturalist Amaz., S. 353f. — 86) A. Seitz, ZJb. Syst. 5, S. 331. — 87) H. Darwin, Nature 92, S. 370f. u. 93, S. 401. — 88) Alt, Das Klima. Leipzig 1912, S. 77. — 89) C. H. Eigenmann, Proc. 7. Int. Z.Cgr. Boston, S. 697f. — 90) C. Schaufuß in *Calwers Käferbuch 6. Aufl., S. 17. — 91) T. M. S. English, P.Z.S. 1910, S. 628. — 92) L. Lapicque, Arch. Physiol. 1er juillet 1894. — 93) A. Handlirsch, Verh. zool.-bot. Ges. Wien 60, S. (160)—(185). — 94) *Naturalist, S. 193. — 95) G. Semper, Verh. zool.-bot. Ges. Wien 17, S. 697—702. — 96) Treubia 1, S. 64 u. 89. — 97) B. Klatt, S.B. Ges. Natf. Fr. 1913, S. 342. — 98) *Amazonas, S. 31f. — 99) *Java, S. 297. — 100) *Thomson, Naturalisation, S. 45. — 101) *Steinhardt, Vom wehrhaften Riesen, S. 14. — 102) *Island Life, S. 359. — 103) Cooke in *Cambridge Nat. Hist. Mollusca, S. 346ff. — 104) A. Handlirsch, S.B. Ak. Wiss. Wien,

m.-n. Cl. 122[1], S. 366ff. — **105**) *Amazonas, 3. Kapitel. — **106**) W. v. Rothschild, Nov. zool. 1, S. 541—543. — **107**) *Malay Archipel. 2, S. 303. — **108**) z. B. *Darwin, Werke 1, S. 38f. *Bates, Amazonas, 3. Kapitel. *Mohnike, Malaienländer, S. 653—666. — **109**) J. Vosseler, Pflanzer 1905, Nr. 19, S. 296. — **110**) *R. Schomburgk, Guiana 2, S. 287. — **111**) H. Gadow, Proc. Zool. Soc. 1905[2], S. 205. — **112**) A. Forel, I. Congr. Int. Entomol. 1910, S. 99. — **113**) E. Schreiber, Herpetologia europaea, Braunschweig 1875, S. 564. — **114**) *Wallace, Australasia, S. 62. — **115**) W. R. Eckardt, Geogr. Ztschr. 1922, S. 323. — **116**) *Koningsberger, Java, S. 59f. — **117**) Bihang Sv. Vet.-Ak. Handl. 23, Afd. 4, Nr. 2, S. 6. — **118**) *Kina Balu, S. 51 ff. — **119**) *Wilderness, S. 38. — **120**) *Schimper, Pflanzengeographie, S. 268. — **121**) E. Werth, Naturwiss. 4, S. 850. — **122**) Gg. Semper, Verh. zool.-bot. Ges. Wien 17, S. 697—702. — **123**) Erg. Plankton-Exp. 1, S. 206f. — **124**) *Koningsberger, Java, S. 172. — **125**) H. v. Jhering, ZJb. Syst. 19, S. 181. — **126**) P. N. van Kampen, Naturk. Tijdschr. Nederl.-Indie 69, S. 26. — **127**) W. Marshall, Ztschr. f. Naturwiss. 71, S. 228. — **128**) *Moseley, Naturalist, S. 63. — **129**) *P. u. F. Sarasin, Celebes 1, S. 12. — **130**) *Brehms Tierleben, Vögel 4, S. 377. — **131**) *Guiana 3, S. 767, 768, 770, 796. — **132**) ZJb. Syst. 20, S. 515. — **133**) *D. St. Jordan, Fur Seals 1, S. 74. — **134**) A. Meydenbauer nach *Goeldi, Tierwelt der Schweiz, S. 405. F. Braun, Ornithol. Monatber. 26, S. 57—63. — **135**) A. J. Jäckel, Systemat. Übersicht der Vögel Bayerns. München 1891. — **136**) C. v. Mackensen, Naturwiss. Wschr. N. F. 20, S. 717. — **137**) *Whitehead, Kina Balu, S. 51ff. — **138**) *Guiana 3, S. 663. — **139**) *Hartert, Vögel, S. 668. — **140**) van Heyst nach W. R. Eckardt, Geogr. Ztschr. 1922, S. 322. — **141**) *v. Baer, Reden 1, S. 199. — **142**) J. Hann, Handbuch der Klimatologie, 3. Aufl. Stuttgart 1908, 1, S. 322. — **143**) *Doflein, Mazedonien, S. 178. — **144**) Amer. Nat. 29, S. 1106—1108. — **145**) E. v. Martens, S.B. Ges. Natf. Fr. 1889, S. 159. — **146**) A. H. Krausse, vgl. H. Meyer, Verh. Nath. V. Rheinl.-Westf. 69, S. 346. — **147**) R. Heymons, Anhang zu Abh. Ak. Wiss. Berlin 1901, S. 21. — **148**) *Schillings, Blitzlicht, S. 314. — **149**) W. Kaudern, Ark. f. Zool. 9, Nr. 1, S. 17. — **150**) *L. S. Schultze, Namaland, S. 603f. — **151**) A. Seitz, ZJb. Syst. 5, S. 330. — **152**) O. Le Roi bei A. König, Avifauna Spitzbergensis, S. 161. — **153**) *Brehm, Vorträge, S. 93. — **154**) A. J. Malmgren, A. f. Natg. 1864[1], S. 87. — **155**) *Naumann, Vögel Mitteleuropas, Neuaufl. 2, S. 306. — **156**) Deutsche Jäger-Ztg. 57, S. 367, 380, 476. — **157**) F. v. Lucanus, Die Rätsel des Vogelzuges. Langensalza 1922, S. 143. — **158**) *Brehms Tierleben, Säuger 1, S. 382f. — **159**) F. Bley in *Meerwarth, Lebensbilder, Säuger 1, S. 392f., 418f. — **160**) Al. Sidonsky, ZCbl. 6, S. 763. — **161**) Th. Noack, Weidmann 22, S. 420. — **162**) Bull. Soc. Nat. Moscou 1889, S. 787. — **163**) *Reisen 1, S. 304. — **164**) P. Marchal, Mém. Soc. Zool. France 10, S. 5—25. — **165**) z. B. C. Escherich, Verh. zool.-bot. Ges. Wien 46, S. 268—277. — **166**) *Schauinsland, Laysan, S. 47ff. — **167**) N. Ostermeyer, Cbl. Zool. Biol. 3, S. 48. — **168**) *Moseley, Naturalist, S. 481. — **169**) K. Holdhaus, Verh. 8. Int. Zool. Kongr. Graz, S. 726—744. — **170**) *Lehmann, Kamel, S. 31. — **171**) Th. Roosevelt, Jagden in amerikanischer Wildnis, 4. Aufl. Berlin, 1908, S. 214. — **172**) R. Lydekker, Nature 64, S. 257. R. Graf zu Erbach-Fürstenau, S.B. Ges. Natf. Fr. 1912, S. 297. K. Lampert, Jahresh. V. v. Naturk. Württemberg 70, S. 51. 43. Ber. Senckenb. Natf. Ges. 1912, S. 1—3. — **173**) *Brehms Tierleben, Säuger 4, S. 60/61 u. 67. — **174**) *Darwin,

Werke 14, S. 322 (Brief an Hooker). — **175**) A. Huber, A. f. Natg. 1916, A, 7. Heft, S. 90. — **176**) H. Jordan, Biol. Cbl. 2, S. 216. — **177**) *Pax, Schlesiens Twelt, S. 49. — **178**) *Bollinger, Gastropoden, S. 190f. — **179**) *Pax, Schlesiens Twelt, S. 292. — **180**) *Kobelt, Studien 1, S. 24; 2, S. 257. — **181**) *Guppy, Solomon Islds., S. 343. — **182**) A. Hoff, Z. f. ind. Abst. Vererb.-Lehre 30, S. 106. — **183**) H. W. Brölemann, Arch. Zool. exp. 52, S. 40. — **184**) A. Zimmer, ZJb Syst. 22, S. 20f. — **185**) R. Hesse, ZJb. Physiol. 38, S. 203—242. — **186**) C. Röse, Erdsalzarmut und Entartung. Berlin 1908. — **187**) O. Löw, Natw. Z. f. Land- u. Forstwschaft 16, Heft 9 u. 10. — **188**) H. Gadow in *Cambridge Nat. Hist. Amphibians, S. 72. — **189**) F. Schumacher, Abh. Ver. naturw. Unterhaltg. Hamburg 15, S. 348. — **190**) G. v. Bunge, Lehrbuch der Physiologie 2. Aufl., Leipzig 1905, S. 123—140. — **191**) *Steinhardt, Vom wehrhaften Riesen, S. 206. — **192**) *Darwin, Werke 4, S. 296. — **193**) *Lehmann, Kamel, S. 23. — **194**) Rep. Brit. Ass. Adv. Sci. 1888, S. 707f. — **195**) Proc. Zool. Soc. 1909, S. 113—125 u. 590—597.

XXI. Die Tierwelt des Waldes.

Wald tritt uns in verschiedener Gestalt entgegen, und die Lebensbedingungen in den verschiedenen Formen des Waldes erfahren vielerlei Abstufungen. Immer aber sind es bestimmte klimatische Bedingungen, die vorhanden sein müssen, damit Wald entstehen kann; die Beschaffenheit des Bodens dagegen nach seiner Zusammensetzung, seiner Konsistenz und seiner Geschichte sind dafür gleichgültig.

Wald verlangt ein gewisses Mindestmaß von Temperatur und Feuchtigkeit. Wenn wir unter Wald eine Ansiedlung von Bäumen von mindestens 8 m Höhe verstehen, so muß die Durchschnittstemperatur der 4 Vegetationsmonate, auf der Nordhalbkugel Mai—August, auf der Südhalbkugel November—Februar, mindestens + 10° C betragen; dem entspricht im Norden, wo warme Sommer und kalte Winter abwechseln, ein Jahresmittel von + 3°, im Süden, wo die Winter viel weniger kalt und die Sommer kühl sind, ein Jahresmittel von + 8° [1]). Mit dem schroffen Wechsel der Jahreszeiten fehlt der Südhalbkugel auch der winterkahle Wald; der immergrüne Laubbaumwald wird an der Südgrenze zu immergrünen Laubbuschwald. Auf der Nordhalbkugel wird an den Westküsten von Europa und Amerika durch die warmen Strömungen, die auf sie treffen, die Waldgrenze nach Norden verschoben; an der Ostküste von Asien und Amerika ist sie gegen die Wendekreise herabgebogen. Auf der Südhalbkugel reichen die Festländer nicht weit genug polwärts, um die Waldgrenze zu erreichen. Mit jener Temperaturschranke sind die Grenzen des Waldes sowohl polwärts als auch in den Gebirgen aufwärts gegeben.

Die zweite Bedingung für den Wald ist genügende Feuchtigkeit in Boden und Luft. Die Mindestmenge von Regen ist 50 mm während der 4 Vegetationsmonate. An der Westküste von Amerika von 40° nördl. Br. bis Patagonien und an der Westküste von Afrika südlich

vom Äquator fehlt mit dem Regen das notwendige Wasser im Boden für den Wald. Andererseits fehlt Wald selbst bei 50—100 mm Regen in den Vegetationsmonaten, wenn die Luftfeuchtigkeit weniger als 50 % beträgt, z. B. in der nordamerikanischen Prärie und den Steppen von Südrußland, West- und Hochasien, Südamerika, Südwestafrika und Australien. An der Grenze dieser Daseinsbedingungen für den Wald, an der Waldgrenze, gedeiht nur Krüppel- und Buschwald.

Aber auch der Wald selbst hat einen Einfluß auf die Temperatur und die Feuchtigkeit, die in seinem Innern herrscht. Sowohl Erwärmung wie Abkühlung gehen hier viel langsamer vor sich als im offenen Gelände. In den Wäldern unserer Breiten ist die Temperaturschwankung im Tageslauf, der Unterschied zwischen Maximum und Minimum, im Jahresmittel um 2,1°, für die Vegetationsmonate um 3,2° geringer als im Felde. Morgens ist die Temperatur im Felde niedriger als im Walde, steigt im Laufe des Tages höher, um dann abends und in der Nacht wieder unter die Temperatur im Walde herunterzugehen. Im Winter bewirkt die Zersetzungswärme des Humus, daß die Temperatur im Boden nicht so tief sinkt wie im offenen Gelände: bei —7° bis —10° Lufttemperatur sind unter dem Laube noch +2° und +3°[2]); damit ist hier ein geeignetes Winterquartier für viele Waldbewohner gegeben. Noch bedeutender sind die Temperaturunterschiede zwischen Wald und offenem Gelände in den Tropen: im Walde sehr gleichmäßige Temperatur, im offenen Gelände schroffe Schwankungen. Da das Laubdach eine unmittelbare Sonnenbestrahlung des Bodens verhindert, hält sich die Bodenfeuchtigkeit viel länger; andererseits wird durch die große Verdunstungsfläche der Blätter ein hoher Feuchtigkeitsgehalt der Luft gesichert, der durch die Winde nicht leicht fortgeführt werden kann. So kann sich im Walde eine stenotherme und stenohygre Tierwelt halten, Schnecken, Tausendfüßer, Asseln, Amphibien, in tropischen Wäldern auch Landplanarien und Landblutegel. Auch die waldbewohnenden Reptilien sind zum großen Teil feuchtigkeitsliebend, mit geringerem Verdunstungsschutz als im offenen Gelände, während in der Steppe und im Grasland nur xerophile Reptilien ausdauern können[3]).

Der Wald wirkt auf die horizontale Luftbewegung, den Wind, in hohem Maße hemmend. Auf Waldlichtungen ist bei uns der Wind kaum halb so stark wie im offenen Gelände; in einer Buchenschonung betrug die Windstärke in Kopfhöhe nur etwa $^1/_5$ derjenigen außen am Waldrande[4]). Je dichter der Wald ist, um so weniger dringt die Luftbewegung in ihn ein, und in dichten, hochstämmigen Tropenwaldungen stagniert die Luft vollständig. Das ist für manche Bewohner des Waldes von Wichtigkeit. Waldschmetterlinge können schwache Flieger sein, ohne in Gefahr zu kommen, durch Wind Schaden zu nehmen. So sind bei uns die Satyriden, viele Spanner (Geometriden) und Wickler (Tortriciden) und in den Tropen[5]) die *Morpho, Hestia, Delias, Euploea, Prothoë* und viele andere Waldschmetterlinge schlechte Flieger; freilich sind auch starkfliegende Schmetterlinge wie Sphingiden (z. B. *Sphinx pinastri*) oder in den afrikanischen Tropen *Charaxes* nicht aus dem Walde ausgeschlossen. Andererseits hilft den Säugern ihr eigenster

Orientierungssinn, das Riechvermögen, im Walde nicht in gleichem Maße für die Orientierung wie in offenem Gelände; zwar können sie Bodenspuren ungehindert verfolgen, aber kein Windhauch trägt ihnen die Witterung ihrer Beute oder ihrer Feinde zu.

Auch dem Gesicht stellt der Wald große Hindernisse entgegen, um so größere, je dichter er ist. Das bedeutet freilich vielfach einen Schutz und ist der Grund, weshalb viele Tiere, die im Walde gar nicht ihre Nahrung finden, ihn doch als Versteck und Nachtquartier aufsuchen. Andererseits aber ist durch die Unsichtigkeit des Waldes der Gesichtssinn als Orientierungsmittel für größere Entfernung ausgeschaltet. So kommen Geier, die als Aasfresser sichtiges Gelände verlangen, im Walde nicht vor. Auch soll z. B. beim waldbewohnenden Okapi (*Okapia johnstoni*) das Gesicht entschieden schlechter ausgebildet sein als bei den Graslandantilopen[6]), und für andere Urwaldsäuger, mit Ausnahme der Affen, soll das gleiche gelten; Elefanten z. B. und alle Arten Schweine lassen den Menschen in unglaubliche Nähe herankommen.

Dagegen ist das Gehör der bevorzugte Sinn im Walde. Es dient auch zur Vermittelung des Zusammenhalts bei Säugerherden, z. B. Affen, oder Vogelscharen; die Meisen z. B. locken beständig bei ihrem Strich durch den Wald. Die Vögel und Säuger des Waldes sind daher auch im allgemeinen viel geräuschvoller als die der Grasflur.

Vor allem aber ist es entscheidend für die Auswahl der Waldtiere, daß der Wald keine freie Bewegungsbahn bietet, sondern für schnelle, bestimmt gerichtete Bewegungen hinderlich ist. Hier schwärmen keine Insekten, hier jagen nicht Segler und Schwalben, hier rennen keine Laufvögel (Ausnahme die Kasuare der papuanischen Inseln und Australiens) oder Pferde. Besonders aber sind größere Säuger behindert. Im afrikanischen Regenwald kommen von größeren Säugern nur Elefant, Büffel, Okapi, Flußpferd und Leopard vor; alle übrigen sind auf das offene Gelände beschränkt. Die Bewegung im dichten Walde erfordert besondere Anpassungen: Riesenkräfte zum Entwurzeln von Bäumen wie beim Elefanten, ein gewaltiges Gewicht zum Niederdrücken der Hindernisse wie bei ihm und dem Flußpferd oder niedrige Gliedmaßen und vorwärts gestreckter Kopf wie beim Okapi, den Tapirn und den Schweinen. Geweihe und Gehörne sind für waldbewohnende Säuger hemmend. Der kleine Urwaldbüffel und die wenig zahlreichen Waldantilopen des Kongourwaldes haben auffallend kurzen Aufsatz[6]), und das Wald-Caribou Nordamerikas trägt im Gegensatz zu dem kleineren Barrenground-Caribou ein schmächtiges Geweih von geringer Spannweite[7]). Im übrigen sind die Huftiere im dichten Wald meist klein; im xerophilen Tropenwald leben die *Tragelaphus-*, *Nesotragus-* und *Cephalolophus-*Arten, die sich auch durch das dichte Unterholz durchwinden können; die Wälder von Chiloë beherbergen den kleinen, nur 34 cm hohen und fast doppelt so langen Zwerghirsch *Pudu humilis*; die Agutis (*Dasyprocta*) Guianas und ebenso die Zwergmoschustiere (*Hyaemoschus* der afrikanischen und *Tragulus* der asiatischen Tropen) sind echte Waldbewohner.

Ein großer Teil der waldbewohnenden Tiere, vor allem der Wirbeltiere, lebt auf den Bäumen. In dem dicht mit Wald bedeckten Neu-Guinea ist ja sogar ein für das Klettern so wenig geeignetes Tier wie das Känguruh zum Baumleben übergegangen (*Dendrolagus*). Damit ist schon eine Beschränkung in der Körpergröße gegeben, die insbesondere bei Säugern auffällig ist. Für große Tiere kostet das Klettern eine verhältnismäßig viel bedeutendere Muskelarbeit, und nur starke Äste können sie tragen, so daß die Verbindung von Baum zu Baum oft fehlen würde. So ist z. B. von den drei Arten Ameisenbären (Myrmecophagiden) nur die kleinste Form (*Cycloturus didactylus*) ein echtes Klettertier; die mittlere Art (*Tamandua tetradactyla*) klettert nur zuweilen, die große *Myrmecophaga tridactyla* ist ganz Bodentier und lebt auf den Campos; ebenso ist unter den Menschenaffen der größte, der Gorilla, vorwiegend Bodenbewohner.

Die Ausrüstung, die den Baumtieren das Klettern ermöglicht, ist sehr verschieden, zeigt aber zahlreiche Konvergenzbildungen in der Reihe der Wirbeltiere. Scharfe Krallen sind bei kletternden Vögeln und Säugern oft vorhanden; Spechte, Spechtmeise (*Sitta*) und Baumläufer (*Certhia*) zeichnen sich dadurch vor vielen anderen Vögeln aus, ebenso Eichhörnchen (Sciuridae), Katzen und Marder; bei den Faultieren (*Bradypus*) sind die Krallen zu mächtigen Klammerhaken geworden. — Auch eine Umbildung der Füße zu Kletterfüßen durch Gegenüberstellung von einer oder zwei Zehen ist bei vielen baumbewohnenden Wirbeltieren eingetreten. Der Baumfrosch *Chiromantis*, ein Ranide aus Westafrika, hat zwei opponierbare Finger an der Hand[8]), bei den Chamaeleons ist an den Vorder- und Hintergliedmaßen solche Opposition vorhanden; bei vielen Vögeln ist außer der ersten auch die vierte Zehe dauernd nach hinten gedreht oder nach Bedürfnis drehbar (Wendezehe), so daß der Griff der Füße fester wird (Trogoniden, Cuculiden, Galbuliden, Bucconiden, Rhamphastiden, Piciden, Psittaci); unter den Säugern ist der Daumen (und bei den Beutlern oft auch der zweite Finger) den übrigen opponiert bei manchen Beutlern (Didelphyiden an den Hintergliedmaßen, Phalangeriden an allen Gliedmaßen), den Halbaffen und den Affen. — Haftapparate zum Ansaugen sind sehr verbreitet bei baumbewohnenden Batrachiern in Gestalt von Haftscheiben an den Finger- und Zehenspitzen; außer bei den Laubfröschen, bei denen solche allgemein vorkommen, finden sie sich auch bei manchen Bufoniden (*Nectophryne*), Cystignathen (*Elosia*, *Hylodes* u. a.), Engystomatiden (*Phrynomantis*, *Callulops* u. a.) und Raniden (*Rhacophorus* in Malayasien, *Hylambates* in Afrika, *Dendrobates* in Südamerika). Unter den Säugern kommen solche Haftapparate vor an den Zehenspitzen bei den Fledermäusen *Thiroptera tricolor* aus Brasilien und *Cheiromeles torquatus* von den Sundainseln und dem Halbaffen *Tarsius*, an den Ballen beim Baumstachelschwein *Erethizon*, dem Baumschliefer *Dendrohyrax* und dem Affen *Inuus speciosus*. — Ein wirksames Umschlingen der Äste wird durch starke Verlängerung des Körpers bei den Baumschlangen (*Dendrophis*) ermöglicht, und die Baumsaurier, sowohl die altweltlichen Agamen wie die neuweltlichen Leguane zeichnen sich den

verwandten Bodenbewohnern gegenüber durch konvergente Entwicklung eines mächtigen, den Rumpf an Länge übertreffenden Schwanzes aus (Abb. 116). — Einen richtigen Greifschwanz besitzen die Chamaeleons. Vor allem aber sind viele Baumsäuger mit einem Greifschwanz ausgestattet, der an seinem Ende meist auf der Ventralseite (bei einer Maus in Neu-Guinea auf der Dorsalseite) einen nackten, reich mit Tastorganen ausgestatteten Streifen trägt, wodurch der Griff fester und sicherer wird. Ganz besonders ist der Greifschwanz in dem so waldreichen Südamerika verbreitet. Von Beutlern sind hier die Beutelratten (*Didelphys*) und *Caenolestes* so ausgerüstet, von Zahnarmen die Ameisenbären *Cycloturus* und *Tamandua*, weiter die Nager *Cercolabes*, *Chaetomys* und *Capromys*, der Wickelbär *Potos* und zahlreiche (aber nicht alle) Affen[9]. Aber auch außerhalb Südamerikas fehlt der Greifschwanz bei Baumsäugern nicht ganz. Die australischen Kletterbeutler (Phalangerinae), einige Schuppentiere (*Manis tricuspis* u. a.), gewisse Mäuse (z. B. *Chiruromys*) und der Marderbär (*Arctitis binturong*) von den Sundainseln sind die Hauptbeispiele.



Abb. 116. a) Baumagame *Physignathus mentager* und b) Baumleguan *Iguana tuberculata* als Konvergenzbildungen. Nach E. D. Cope.

Allen Klettertieren mit Ausnahme der greifend kletternden Halbaffen und Affen sind verhältnismäßig kurze Gliedmaßen gemeinsam. Unter den Nagern haben die Subungulaten und die Hasen, unter den Katzen Gepard (*Acinonyx*) und Serval (*Felis serval*) lange Gliedmaßen im Vergleich mit den kletternden Formen. Trotzdem gibt es auch einige Springtiere mit verlängerten Hintergliedmaßen, die sich dem Baumleben so gut wie möglich angepaßt haben: das Baumkänguruh (*Dendrolagus*) Neu-Guineas und der Gespenstermaki (*Tarsius*) Madagaskars.

Nur bei Baumtieren finden wir eine eigenartige Bewegungseinrichtung, die Vergrößerung der Unterfläche durch Flughäute, die beim Springen als Fallschirm den Körper tragen und eine beträchtliche Verlängerung der zurückgelegten Strecke ermöglichen. Flughäute kehren bei Tieren verschiedenster Gruppen wieder. Der Frosch *Rhacophorus reinwardti* hat diese Häute zwischen den Zehen; beim fliegenden Drachen (*Draco*) sind sie zwischen Verlängerungen der Rippen ausgespannt; ein fallschirmartiger Hautsaum jederseits an den Flanken trägt den Faltengecko (*Ptychozoon homalocephalum*) bei seinen Sprüngen; zwischen den ausgestreckten Gliedmaßen sind diese Flughäute bei den Säugern ausgespannt, so bei den Flugbeutlern (*Petaurus*,

Petauroides, Acrobates), den Flughörnchen (*Anomalurus, Petaurista, Sciuropterus* u. a.) und bei dem mit Insektenfressern verwandten Flattermaki (*Galeopithecus*). Bei dem gewöhnlichen Eichhörnchen (*Sciurus*) dient dem gleichen Zweck die dichte zweizeilige Behaarung des Schwanzes. Es kann kaum zweifelhaft sein, daß ein solches durch Schweben verlängertes Springen der Baumtiere die Anfänge des Fluges bei den Wirbeltieren vorstellt, und man vermutet daher, daß auch die Vorfahren der Vögel und Fledermäuse von solchen Fliegspringern abstammen. Der Wald ist also die Geburtstätte des Flugs, mögen sich auch die Flieger später vielfach vom Walde losgemacht haben[10]).

Es ist nicht zu verwundern, daß in ausgesprochenen Waldgebieten die Baumtiere überwiegen. Eine große Anzahl der sonst bodenbewohnenden Raubkäfer (Geodephaga) sind im Amazonasgebiet durch den Bau ihrer Füße dem Baumleben angepaßt[11]), und selbst von den sonst nur in offenem Gelände vorkommenden Cicindeliden hat sich hier eine baumbewohnende Gruppe abgetrennt, die Odontocheilae, die hier die Artenzahl der Cicindelen fast um das Vierfache übertreffen[11]). Im

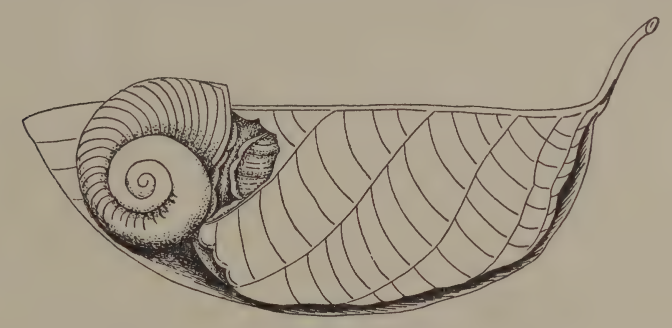


Abb. 117. Eiablage von *Cochlostyla leucophthalma*. Nach P. und F. Sarasin.

westafrikanischen Walde lebt die Heuschreckengattung *Corycus* auf Gebüsch und Bäumen und hat dementsprechend verkürzte schwache Springbeine und kurze Vorderflügel bei zarten, schwach entwickelten Hinterflügeln[12]). Auch Ameisen siedeln sich häufig auf Bäumen an. Vor allem sind eine Menge Insekten auf die Bäume als Nahrungsquelle für ihre Larven angewiesen: viele Rüssel- und Borkenkäfer, Schmetterlinge, Holz- und Blattwespen, Gallwespen u. a. In Waldgebieten führen auch viele Schnecken ein Baumleben. In den Wäldern des tropischen Amerika klettern die großen, prächtig gefärbten *Orthalicus, Corona* und *Porphyrobaphe* bis in die obersten Wipfel der großen Laubbäume, und die Baumschnecken der Gattung *Cochlostyla*, die in 15 Untergattungen und 247 Arten die Philippinen bewohnt, legen sogar ihre Eier in den Spitzen der großen Waldbäume ab, indem sie ein Blatt zum Schutz zusammenfalten[13]) (Abb. 117). — Die Laubfrösche (Hylidae) erreichen in den dichten Wäldern Südamerikas ihre höchste Mannigfaltigkeit; von den 150 Arten dieser Familie kommen hier 75 vor; außerdem haben sich manche andere Froschlurche (s. oben) dem Baumleben angepaßt. Von den Vögeln sind Spechte außerhalb des Waldes selten und fehlen daher z. B. in Ägypten[14]). Auch Hühner-

vögel sind in den Wäldern Südamerikas zu Baumvögeln geworden; die Hokkos (*Crax*) und der Hoatzin (*Opisthocomus*) haben im Zusammenhang damit auch die ursprüngliche Fußform beibehalten: ihre Hinterzehe ist nicht höher eingelenkt als die übrigen. Die Papageien, die Pisangfresser (Musophagiden), die Tukans und die Nashornvögel sind fast ausschließlich Baumbewohner. — In waldreichen Gebieten überwiegen die Baumsäuger. So sind von den 65 Säugern der Insel Trinidad nur 5 nicht Baumbewohner, und 2 von diesen 5 sind Wassertiere[15]); von den 66 Säugerarten, die Büttikofer[16]) in Zentralborneo beobachtete, waren 52 Arten Baumtiere; von den 161 auf Sumatra vorkommenden Säugerarten sind mehr als die Hälfte Baumbewohner[17]); unter 20 Beutlern Neu-Guineas zählte Rütimeyer[18]) 10 Baumtiere, und die Insektenfresser von dort leben größtenteils auf Bäumen. Eichhörnchen sind ganz besonders in Waldgebieten angehäuft: Siam hat 26, Borneo 31 Arten davon[19]).

Es ist eine oft beobachtete und immer wieder bestätigte Tatsache, daß das Innere des Waldes verhältnismäßig arm an Tieren ist. Das gilt besonders für große zusammenhängende Waldgebiete, und zwar nicht bloß für unsere Breiten, sondern, vielleicht sogar noch in erhöhtem Maße, auch für die Tropen. Das offene Gelände, das keinerlei Bewegungshindernisse oder Beschränkungen für die Orientierung bietet, ist viel reicher, vor allem aber die Übergänge zwischen Wald und offener Landschaft, wie Waldränder, Baumsteppe, Park- und Gartenlandschaft. Hier sind die Vorteile des Waldes mit denen des offenen Geländes vereinigt und die Nachteile beider aufgehoben; hier wimmelt es von Tierleben aus allen Gruppen. An solchen Stellen liegen die berühmten Insektenfangstellen und findet sich das reichste Vogelleben; konnten doch in dem Schloßpark des Frh. v. Berlepsch in Seebach (Thürigen) auf 5 ha im Jahre 1906 nahe an 500 Paare Brutvögel gezählt werden[20]).

Der Wald bildet eben für manche beweglichere Tiere nur einen Schlupfwinkel, für bodenbewohnende Säuger meist, um sich tagsüber versteckt zu halten, für Vögel als Ruhestätte bei Nacht und als Nistgelegenheit. In zusammenhängenden Urwaldgebieten der mittleren Breiten findet man das Reh ebenso wie den Wolf und das Haselhuhn nur in einem etwa 5—8 km breiten Gürtel, im Innern jedoch keine Spur von ihnen; dort haust der Bär und der Auerhahn, vielleicht auch Elch und Edelhirsch[21]). In den javanischen Wäldern halten sich der Rusahirsch (*Cervus russa*), die Wildschweine (*Sus vittatus*, *S. verrucosus*) und der Panther tagsüber im Dickicht versteckt und suchen nachts das Grasfeld auf[22]). Die fliegenden Hunde (*Pteropus*) haben im Walde ihre Schlafbäume und fliegen morgens auf Nahrungssuche. Ebenso machen es viele Vögel, wie Papageien, Raben, Reiher u. a. Diesen Meistern der Bewegung macht es nichts aus, wenn der Schlafplatz nicht unmittelbar am Freßplatz liegt. Die Waldinseln, die in die asiatischen Steppen hineinragen, findet man stets überfüllt mit Nestern von Adlern, Falken, zumal von kleinen Edelfalken, Saatkrähen und anderen Vögeln, die auf die Steppe angewiesen sind, aber des Waldes

zum Horsten bedürfen[23]). Die Wälder, die an die afrikanische Steppe grenzen, bieten zur Trockenzeit den großen Steppensäugern Nahrung und Deckung; manche Antilopen, die Büffel u. a. sammeln sich dort und stehen da oft in Herden von 100 und mehr; das Nashorn zieht sich hierher zurück, und der Elefant sucht die Gebirgswälder Abessiniens und des Kilimandscharo auf.

Wie für die Tiere, so ist auch für den Menschen der Wald eine Zufluchtsstätte. Man trifft dort nur Verdrängte, die sich vor der Konkurrenz stärkerer Stämme hierher zurückzogen: in Afrika z. B. die ärmlichen Pygmäen (Becquelle in Kamerun), und die Bantus, die den mächtigeren Sudannegern weichen mußten[24]), in Sumatra die primitiven Kubus, die hier vor dem Wettbewerb der Malaien sicher sind[25]).

Auch unter den niederen Tieren unserer mitteleuropäischen Wälder sind manche, die dort im Wandel der klimatischen Verhältnisse eine Zufluchtsstätte gefunden haben, wo ihnen ein Fortleben möglich war. Die ständige Feuchtigkeit, die geringen Temperaturschwankungen, die Herabsetzung der mittleren Jahrestemperatur um 5—10° gegenüber dem offenen Gelände, schaffen Bedingungen, die hier ein Überleben gestatten für Tiere, die zur Eiszeit auch im offenen Lande vorkamen. Es sind vor allem Schnecken der Gattungen *Hyalina*, *Vitrina*, *Fruticicola*, *Vertigo* und *Clausilia*, die im kühlen Waldesgrunde ein lichtscheues Dasein führen; kommt doch unsere Waldregion in bezug auf ihren Schneckenbestand den Breiten Lapplands und Nordrußlands gleich[26]).

Die Wälder treten in außerordentlich verschiedener Gestalt und Zusammensetzung auf. Der Botaniker, den sie als Pflanzengemeinschaften beschäftigen, sondert sie in eine Menge von Gruppen und Untergruppen. Dem Zoologen sind die Unterschiede nur wichtig, soweit sie einen Einfluß auf die Zusammensetzung der hier vorkommenden Tierwelt haben. So sind Hoch- und Niederwald wesentlich verschieden nach ihrer Bewohnerschaft; im Hochwald macht es einen Unterschied, ob er Unterholz besitzt oder frei davon ist, ob er aus sehr zahlreichen oder aus wenigen Baumarten gemischt oder ganz einförmig ist, und wenn dies, ob er Laub- oder Nadelholzwald ist. So könnte man etwa einteilen:

1. Dichter Wald, mit Kronenschluß und daher wenig Licht im Innern: Beispiele sind der tropische Regenwald mit vielen Baumarten, der Hochwald mittlerer Breiten und der immergrüne subantarktische Wald mit wenig Baumarten, der einförmige Nadelholzwald des Nordens und die Kiefernheiden.

2. Offener Wald mit mangelhaftem Kronenschluß, daher im Innern hell, mit Unterwuchs: Beispiele sind Alluvial- und Galleriewald, subxerophiles Buschgehölz, Mischwald mittlerer Breiten.

3. Busch- und Halbstrauchwälder, wie die Macchia der Mittelmeerländer und die aktischen und alpinen Zwergstrauchheiden (Birken, Knieholz).

Ein Waldgürtel von gewaltigen Ausmaßen, eine Hyläa, zeigt sich zwischen den Wendekreisen rings um die Erdkugel, durch Südamerika, Mittelafrika und über Indien und die indische Inselwelt hin. Mindestens die Hälfte von Südamerika ist mit tropischem Urwald bedeckt; dies riesige zusammenhängende Waldgebiet mißt in seiner größten Ausdehnung von W nach O über 4000 km, von N nach S gegen 3000 km. In Afrika entspricht ihm eine ähnliche Waldmasse, die den Golf von Guinea in einem 200 km breiten Streifen an seiner Nordseite begleitet und, das ganze Kongogebiet erfüllend, fast bis zu den großen Seen reicht, von W nach O ungefähr 2000 km lang, von N nach S gegen 1000 km messend; nur an seiner Südseite greifen längs den Wasserscheiden der Flüsse Grasflächen buchtenartig in dies Waldmeer ein. In der indopazifischen Inselwelt findet der Waldgürtel seine Fortsetzung; Ceylon, Sumatra und Java, die malayische Halbinsel, Borneo, Celebes, Neu-Guinea und viele der kleineren Sunda- und papuanischen Inseln sind mehr oder weniger dicht von Urwald bestanden. Natürlich wechselt im einzelnen die Beschaffenheit dieser Wälder, je nach der Meereshöhe und der Bodenfeuchtigkeit, und die Zusammensetzung ist eine verschiedene nach der Art der Bäume. Aber dennoch zeigen sie in diesem ungeheuren Gebiet eine erstaunliche Ähnlichkeit in der Üppigkeit des Wachstums und in der großen Mannigfaltigkeit der Baumarten, die hier im gleichen Waldverband vereinigt sind. Kein anderer Wald bietet die Besonderheiten des Waldes in so reicher, extremer Ausbildung wie der tropische Regenwald: Dunkelheit, Feuchtigkeit, gleichmäßige Temperatur, Windstille, Unwegsamkeit. Daher ist die Tierwelt hier am eigenartigsten entwickelt und unterscheidet sich in ihrer Zusammensetzung und ihren Gemeinsamkeiten mehr als anderswo von der des offenen Geländes.

„Niemand ... kann sich dem Eindruck entziehen, daß der tropische Wald ein organisches Ganzes von sehr besonderer, ja man kann sagen von ganz einziger Art ist“ [27]). Alles ist mit Pflanzenwuchs erfüllt, vom Boden bis zu den Wipfeln eine einzige Masse. Man hat wohl von einer besonderen Schichtung gesprochen, wie sie durch A. v. Humboldts berühmtes Wort vom „Wald über dem Walde“ angedeutet wird: zu unterst die Bodenkräuter, dann mehrere Meter hoch das Strauchwerk des Unterholzes, dann die Kronen der Bäume von 20—30 m Höhe, durch Schlingpflanzen und Epiphyten zu einer dichten Decke zusammengewoben, durch die die Sonnenstrahlen kaum den Weg finden, und schließlich, sie überragend, vereinzelte Baumriesen von 60—70 m Höhe, die wie Inseln aus dem Meere über das grüne Dach des Waldes emporragen. Oft aber tritt diese stockwerkartige Schichtung gar nicht hervor in der dichten Masse von Stämmen, Zweigen und Laubwerk. Es kann aber auch Bodenwuchs und Unterholz im Dämmer des Waldesinnern licht bleiben oder ganz fehlen, und zwischen dem Wirrwarr der Baum- und Lianenwurzeln der moderige Waldboden nur blasse Pilze hervorbringen.

Von unseren Wäldern in gemäßigten Breiten unterscheidet sich der tropische Regenwald [28]) durch den sinnverwirrenden Reichtum an

Gestalten. Eine gewaltige Fülle von Pflanzengattungen wächst, in zahllosen Arten vertreten, über- und durcheinander. Hunderte von Baumarten finden sich auf engem Raum zusammen; im Kameruner Wald sind 400—500 Baumarten, 800 verschiedene Arten von Holzgewächsen festgestellt[29]), während in unserem Mischwald kaum 10—15 Arten von Bäumen vorkommen. Selten stehen zwei Stücke derselben Art nebeneinander; oft muß man lange suchen, bis man wieder die gleiche Baumart findet. Fruchttragende Bäume oder solche mit Heilkräften z. B. sind oft so weit verstreut, daß nur zwei oder drei in erträglicher Entfernung von einem Dorf gefunden werden und die ganze Bevölkerung versorgen müssen. Nur in gewissen Fällen sind die Bestände gleichmäßiger, z. B. bei Palmen, die stellenweise vorherrschen, oder dort, wo ungünstige Lebensbedingungen, wie Sumpfboden u. dgl., die meisten Arten ausschließen. Die Bäume sind oft in verschiedenem Zustand: manche blattlos, andere frisches Laub treibend, noch andere blütenbesät und wieder solche voller Früchte. Dabei ist aber der tropische Wald nicht glänzender und farbenreicher als der unsrige; die Mehrzahl der Laubbäume des äquatorialen Brasiliens z. B. hat kleine und unauffällige Blüten. Deshalb sind auch blütenbesuchende Insekten viel seltener im Wald als im offenen Gelände, wo schön blühende Gebüsche und Bäume häufiger und Blumeninsekten in großer Zahl vorkommen[30]).

Das Innere der Tropenwälder ist düster, lichtarm wie ein Keller. Das dichte Blätterdach und das Gewirr der Stämme und Kletterpflanzen läßt nur wenige Sonnenstrahlen bis auf den Boden dringen; den Himmel kann man fast nirgends durch das Dach des Walddoms sehen. Deshalb streben alle Pflanzen lichthungrig empor nach der Höhe; die Lianen klettern an den Stämmen empor, die Schmarotzer siedeln sich in bei uns unbekannter Fülle auf den Ästen an. Eine Grasdecke sucht man vergebens auf dem Boden; deshalb fehlen auch die grasfressenden Säuger, die das offene Land in solcher Menge bevölkern. In dem Laub- und Astgewirr der Kronen mischen sich so viele verschiedene Schlaglichter, stärkere und schwächere Schatten und bewirken ein Durcheinander sich überkreuzender Farbtöne und Linien, daß auch auffällig gefärbte Tiere darin verschwinden. Die oft herrlichen Farben der Urwaldvögel kommen erst zu rechter Wirkung, wenn man das Tier in der Hand hat; im dichten Busch- und Laubwerk bemerkt man wenig davon. Auch Waldsäuger tragen ohne Schaden ein buntes Kleid, wie Leopard und Jaguar oder die Waldantilopen aus der Gattung *Tragelaphus*, die sich vor ihren Verwandten durch auffallend reiche Zeichnung auszeichnen.

In diese ungeheuer dichten Waldräume dringt auch der Sturm nicht ein, der die Kronen der Bäume heftig schüttelt und die grüne Fläche in wellenartige Bewegungen versetzt. Die Luft stagniert. Alles trieft von Feuchtigkeit, die von dem dichten Dach der Kronen zurückgehalten wird. Wie die intensive Bestrahlung bei Tag durch das Blätterdach aufgefangen wird, so wird auch die nächtliche Ausstrahlung und damit der tiefe Abfall der Temperatur, wie er im offenen Lande ein-

tritt, verhindert. „In ewiger Lauheit verrinnt der Tag wie die Nacht; kaum je sinkt das Thermometer unter 21—22°, kaum je steigt es über 28—29°“ [31]). Diese Treibhausluft, von üblem Moderduft durchsetzt, wirkt auf den Menschen als drückende Schwüle. Ein solcher Gegensatz im Betrage der Temperaturschwankungen zwischen Urwald und offenem Lande in den Tropen macht es erklärlich, daß in vielen Fällen homöotherme Tiere, insbesondere Säuger, die an beiden Orten vorkommen, im Urwald kleiner sind als im Grasland. Es gilt für sie die Bergmannsche Regel (oben S. 392 ff.). So ist der Tapir (*Tapirus terrestris*) der Urwälder Guianas wesentlich kleiner als sein Artgenosse an den Ufern der Savannenflüsse [32]); die tropischen Urwälder Afrikas bewohnt eine Zwergform des Kaffernbüffels (*Buffelus caffer nanus*) [33]); der Leopard der Wälder steht hinter dem des Graslands an Größe zurück. Das gilt auch für den Menschen. Die echten Bewohner des afrikanischen Regenwalds sind die Pygmäen; einige Banden der Ba-Twa-Pygmäen in den Wäldern des Kongo, die veranlaßt wurden, den Wald zu verlassen und sich im Grasland anzusiedeln, haben binnen drei Generationen eine höhere Statur bekommen als ihre Stammesgenossen im Urwald, ohne daß sie sich etwa mit anderen Stämmen vermischt hätten [34]).

Im Gegensatz zu seinem unendlichen Reichtum an Pflanzenleben erscheint der tropische Urwald dem Beobachter erschreckend tierarm; er erscheint so in noch höherem Maße als er es in Wirklichkeit ist. Denn all die Tiere entziehen sich in dem dichten Gewirr von Stämmen, Wurzeln, Lianen und Unterwuchs oder in dem undurchdringlichen Filz des Ast- und Blattwerkes dem Blick, mögen sie am Boden oder in den Baumkronen leben. Gerade das Leben in den Baumkronen entgeht aber auch durch die große Entfernung der Beobachtung des Menschen. Er ist auf das Ohr angewiesen, dem die Lebensäußerungen der Baumtiere, die ja meist recht lebhaft sind, zugetragen werden. Denn, von den Affen abgesehen, bewegt sich der weitaus größte Teil der Säuger im Urwald erst nach Sonnenuntergang — und auch Vogeltöne vernimmt man nur spärlich. Tiefe Stille herrscht tagsüber im Urwald, eine Stille, die von vielen Reisenden als drückend geschildert wird. Das eintönige Fallen der Tropfen wird nur ab und zu durch den Schrei eines Vogels, das Gurren einer Taube, das Summen eines Bienenschwarms unterbrochen. Selten bringt für kurze Zeit das Vorbeiziehen eines schreienden Papageienschwarms oder einer lärmenden Affenherde eine Abwechselung; dann stellt sich wieder das gleiche Schweigen ein. Aber kein Singen und Zwitschern, Locken und Schreien aus dem Gezweig, wie es der Laie wohl erwarten würde.

Wohl aber gibt es im Tropenwald Stellen, wo sich das Leben reicher häuft, wo man wirklich durch die Fülle der Tierformen überrascht wird. Das sind die Lichtungen, die durch den Sturz eines Waldriesen geschaffen sind, die Wege, die Bach- und Flußufer und die Waldränder. Hier, wo die Einförmigkeit der Bedingungen aufhört, wo die Sonne bis zum Boden durchdringt, wo eine Fülle von Unterwuchs in wechselvollster Zusammensetzung aufsprießt, wo frische Luft,

freie Flugbahn und Bewegungsmöglichkeiten am Boden vorhanden sind, wo außerdem häufig das Wasser oder das offene Land Gelegenheit bietet, Nahrung und Beute zu finden, da sammelt sich eine reiche Menge von Lebewesen. An offenen Wegen trifft man besonders zahlreiche Schmetterlinge, die meilenweit auf ihnen dahinfliegen, gelockt durch Sonne, Blüten und Säugerlosung. An den Bach- und Flußufern sitzen Falter oft in so dichten Massen auf dem Sande, um zu trinken, daß der Tritt des Menschen Wolken von ihnen aufscheucht. Kein Ort aber bietet eine reichere Insektenwelt als eine frisch geschlagene Rodung. Hier „geben die gefällten Bäume in ihren verschiedenen Stufen des Trocknens und Zerfallens, die modernden Blätter, die sich ablösende Rinde und das Pilzwachstum auf ihr, ebenso die Blumen, die in größerer Fülle aufsprießen, wenn das Licht Zutritt bekommen hat, starke Anziehungspunkte für die Insekten meilenweit im Umkreise ab und bewirken eine staunenswerte Anhäufung von Arten und Stücken. Wenn der Sammler einen solchen Ort entdecken kann, so leistet er in einem Monat mehr als möglicherweise in einem Jahre, das er in der Tiefe des unberührten Waldes zubringt“[35]). Vor allem sind es große goldige Prachtkäfer (Buprestiden), grüne Rosenkäfer (Cetoniiden), prächtige Bockkäfer (Cerambyciden) und zierliche Rüßler (Curculioniden), die sich hier zusammenfinden, dazu buntfarbige Wanzen, Cikaden, Schmetterlinge und Hymenopteren, ein tropisches Insektenleben von beispielloser Üppigkeit. Ebenso sind es die Waldränder, wo nicht nur Insekten, sondern vor allem auch Vögel reichlich vorkommen, sei es nun an den Ufern der großen Flüsse oder an der Grenze gegen das Grasland. Zu den eigentlichen Waldtieren kommen hier die Gäste des Waldes, denen der Waldrand Schutz und Nahrung bietet. Nur die Säuger halten sich, mit Ausnahme der Affen, meist verborgen.

Solche Stellen sind es denn auch, an denen die Reisenden das vielstimmige, ohrenbetäubende Konzert im Urwald vernehmen. Bei dem in den Tropen fast unvermittelten Eintritt der Dunkelheit setzen, wie auf Kommando, die Zikaden und Grillen mit ihrem Gesang ein, einige mit solch scharf metallischem Klang, daß die Ohren schmerzen; dazwischen musizieren die verschiedenen Laubfrösche, manche mit hellem Glockenklang, andere mit Tönen, als würde mit einem Stahlhammer auf eine Metallplatte geschlagen, noch andere krächzen und schnarchen dazwischen[36]). Scharen von Papageien, die ihre Ruheplätze einnehmen, zanken lärmend; Flughunde streiten um den Platz auf ihrem Schlafbaum; in den neuweltlichen Wäldern kommt dazu das sinnbetörende Geheul der Brüllaffen. Um den Zauber voll zu machen, beginnen die Glühwürmchen ihren Tanz. All die größeren Tiere beruhigen sich bald; nur das Konzert der Insekten und Baumfrösche dauert die ganze Nacht hindurch. An manchen Stellen steigert sich diese abendliche Musik bei Sonnenuntergang bis zu einem mißtönenden Aufruhr des Lebens, wie ihn Humboldt von den Quellen des Orinoko schildert[37]).

Die wirbellosen Tiere des Urwalds halten sich im allgemeinen sehr verborgen. Unter morschen Stämmen und lockerer Rinde, Laub

und Steinen, in Blattachseln von Palmen und Bananen, in Spalträumen morschen Holzes verstecken sich Würmer und Schnecken, Tausendfüßer, Asseln, Spinnen und Insektenlarven. Auch die feuchtigkeitsliebenden, grelles Licht und Besonnung scheuenden Landplanarien verkriechen sich tagsüber in Erdlöcher, Regenwurmröhren oder andere Schlupfwinkel. Landblutegel, die besonders in den indischen und südamerikanischen Tropen weit verbreitet sind, leben am Boden, können aber auch ins Laubwerk der Gebüsche emporsteigen, von wo sie sich auf Warmblüter herabfallen lassen; wo sie häufig sind, machen sie längeren Aufenthalt im Walde für den Menschen unmöglich[38]). Unter den Insekten des Urwalds überwiegen Wanzen (Heteropteren) und Käfer; von Orthopteren stellen Forficuliden, Blattiden, Mantiden, Phasmiden und Locustiden zahlreiche Vertreter; Grylliden und Acridier, die die Steppe beherrschen, treten im Walde zurück[39]). Besonders Käfer und Schmetterlinge sammeln sich gern auf Rodungen und an den Waldrändern. Im Innern des Waldes fallen Moskitos und Sandfliegen, die stellenweise, wie im Kameruner Regenwalde, zu Legionen auftreten, infolge ihrer Belästigungen weit mehr auf als andere Insekten. Von Bienen fehlen die Erdbienen ganz; die im Tropenwald vorkommenden Bienen haben ihre Nester im Holz oder frei an den Ästen.

Beherrscherin des Urwaldes ist die Ameise. Im Gegensatz zu unseren Breiten, wo diese Wärmetiere im schattigen Buchenwald ganz fehlen und in anderen Wäldern nur die lichten sonnigen Plätze z. B. in Kieferheiden auswählen, sind sie im Tropenwald überall am Boden häufig, wimmeln auf allen Sträuchern des Unterwuchses und steigen selbst bis in die Kronen der Bäume. Manche Arten sind ausschließlich Baumbewohner, wie die Gattung *Azteca* der amerikanischen Tropen, die mit ihren mehr als 70 Arten auf den tropischen Urwald beschränkt ist; allen *Azteca* ist die Abneigung gegen den Boden, das überaus schnelle Klettern und das feste Haften an der Baumrinde mit Hilfe ihrer Klauen und Haftlappen gemeinsam. In großen Scharen durchziehen die Wanderameisen den Wald. Wunderbar ist die Mannigfaltigkeit der Ameisennester im Urwald[40]). Bodennester treten zurück; unordentliche Reisighaufen, die deutlich das Gepräge des Vorübergehenden tragen, bilden die Nester der Wanderameisen. Meist sind die Bauten an und auf Bäume verlegt; Höhlungen morscher Stämme und Äste dienen den einen als Wohnung; andere siedeln sich unter Baumrinde oder den Blättern von Schlingpflanzen an, die sich dieser angeklebt haben; noch andere bauen Kartonnester, die in langen Strähnen stalaktitenartig von den Ästen herabhängen; sehr auffällig sind die in Astwinkeln, teils im Strauchwerk, teils hoch in den Baumkronen stehenden Erdnester von *Camponotus femoratus* und mehreren *Azteca*-Arten, auf denen ihre Bewohner ganz bestimmte beerentragende Pflanzenarten, besonders Bromeliaceen, Gesneriaceen und Araceen angesiedelt haben, die sog. Blumengärten der Ameisen[41]); *Oecophylla*-Arten in den indomalayischen Wäldern und am Kongo und *Camponotus senex* im brasilianischen Urwalde spinnen lebende Blätter zu einer zwiebelartigen Halbkugel zusammen, wobei sie in Ermangelung

eigener Spinndrüsen ihre mit solchen ausgestatteten Larven als Weberschiffchen benutzen[42]; schließlich wohnen manche Ameisen in vorgebildeten Hohlräumen, Internodien, Zweiganschwellungen, hohlen Akaziendornen ganz bestimmter „Ameisenpflanzen", wo sie außer einer Behausung auch noch nahrungsreiche Körperchen finden, die man als Gegenleistung der Pflanze angesehen hat für den Schutz, den die Ameisen ihr gewähren[43]).

Die ständig mit Wasserdampf gesättigte warme Luft macht den Tropenwald zu einem Paradies für Batrachier. Zum Teil halten sie sich am Boden auf und besitzen dann keine besonderen Anpassungen. Eigenartig aber sind die Baumbewohner unter ihnen. Diese „Baumfrösche" sind nicht blos Angehörige der Familie der Laubfrösche (Hyliden), sondern es finden sich unter ihnen auch Bufoniden, Cystignathiden, Engystomatiden und Raniden (s. oben S. 437). Alle sind sie schlanke, nicht zu große Tiere; von den Riesen der Gruppe bewohnt keiner die Bäume. Eine Anzahl dieser Baumfrösche ist so vollständig zum Leben im Laubwerk der Bäume übergegangen, daß sie ihren luftigen Wohnsitz überhaupt nicht mehr verlassen und nicht einmal zur Eiablage zum Wasser herabsteigen, wie es sonst alle Anuren tun. Einzelne bringen ihren Laich in Blattdüten unter an Zweigen, die über das Wasser herüberhängen, so daß die ausschlüpfenden Larven ins Wasser fallen (*Rhacophorus*-Arten). Die Angehörigen der Cystignathidengattung *Hylodes*, etwa 50 Arten im tropischen Amerika, kleben ihre großen Eier unter dem Schutz einer schaumigen Masse auf ein großes Blatt oder bergen sie in den Blattachseln von Irideen; die Jungen machen im Ei eine abgekürzte Metamorphose durch und schlüpfen als fertige Fröschchen aus. Noch andere aber üben unmittelbarste Brutpflege und tragen ihre wenigen großen Eier mit sich herum bis zum Ausschlüpfen der schon fertig verwandelten Fröschchen. Bei keiner ökologischen Gruppe der Anuren ist solche Brutpflege so häufig wie bei den Baumfröschen, und sie geschieht bei den einzelnen Arten auf recht verschiedene Weise. Bei den südamerikanischen Hyliden *Hyla goeldii* und *Ceratohyla bubalus* (Abb. 118) werden die dotterreichen Eier vom ♀ auf dem Rücken getragen; das ♀ des Raniden *Rhacophorus reticulatus* (Ceylon) heftet sich die 20 Eier am Bauche fest; die Arten der neotropischen Gattung

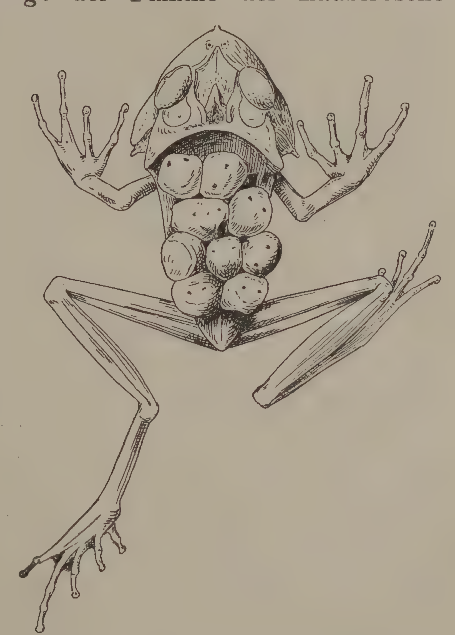


Abb. 118. Weibchen des Baumfrosches *Ceratohyla bubalus*, die Eier auf dem Rücken tragend. Nach G. A. Boulenger.

Nototrema besitzen im ♀ Geschlecht auf dem Rücken Taschen zur Aufnahme der Eier; bei dem Raniden *Hylambates* im tropischen Afrika trägt das ♀ die großen Eier von 4 mm Durchmesser im Maule mit sich herum, und von *Astylosternus robustus* (Ranide aus Kamerun) vermutet Boulenger, daß mindestens ein Teil der Entwicklung der sehr großen dotterreichen Eier im Eileiter durchlaufen wird[44]). Viele dieser Baumfrösche bekommt man sehr wenig zu Gesicht, weil sie ihr Leben zum großen Teil in den hohen Baumkronen verbringen; manche von ihnen sind in den Sammlungen sehr selten. Hauptsächlich durch das vielstimmige Konzert der Männchen nach Sonnenuntergang wird die Menge der Stücke bezeugt.

Auch die Reptilien machen sich im Urwald wenig bemerkbar, um so weniger, weil sie keine laute Stimme haben. An den Flußufern, die von den Waldmauern begrenzt werden, sind einige wasserliebende Arten fast stets zu beobachten. Wie viele im inneren Urwald vorhanden sind, sieht man bei besonderen Gelegenheiten: in einem gefällten Urwalde bei Kulim in Kedah (Malakka) sah S. S. Flower[45]) fast auf jedem Baumstumpf einen *Calotes versicolor* sich sonnen. Es sind vorzugsweise Echsen und daneben einige Schlangen, die im Tropenurwald vorkommen. Die urwaldbewohnenden Echsen sind feuchtigkeitsliebende Tiere, im Gegensatz zu denen des offenen Geländes; sie gehören in der Hauptsache zu vier Gruppen, den Chamaeleons, den Geckos, den Agamen und den Leguanen. Die Chamaeleons, fast durchweg Baumbewohner mit Greiffüßen und Greifschwanz, erreichen in den Regenwäldern des tropischen Afrikas und den Urwäldern Madagaskars ihre größte Mannigfaltigkeit; sie verlangen viel Feuchtigkeit, und wenn sie auch lange hungern können, so erliegen sie doch dem Durst schnell. Von den Agamen, die auf die alte Welt beschränkt sind, und den Leguanen, die mit wenigen Ausnahmen in Amerika vorkommen, gibt es sowohl Baum- wie Bodentiere. Die beiden, durch anatomische Eigentümlichkeiten (Bezahnung) scharf gesonderten Familien bilden Parallelreihen mit überraschender Ähnlichkeit der Einzelformen (Abb. 116); die Baumagamen und Baumleguane sind durchweg seitlich zusammengedrückt, wie die Chamaeleons, und langschwänzig, im Gegensatz zu den Erdformen, die dorsiventral abgeplattet sind und meist, entsprechend ihrer trägen Bewegung, einen kurzen Schwanz haben. Die hohe flache Gestalt des Körpers scheint also bei den Reptilien mit dem Baumleben in engem Zusammenhang zu stehen. Die Geckonen allerdings, von denen auch manche den Urwald bewohnen, zeigen dorsiventrale Abplattung. Auch unter den Varaniden kommen Urwaldbewohner vor, z. B. *Varanus nudicollis* in Sumatra, der sich von Ameisen nährt.

Die Vögel sind die auffallendsten Bewohner des tropischen Urwalds und kommen in allen seinen Schichten, vom Boden bis zu den höchsten Wipfeln vor. Als Tagtiere fallen sie dem Beobachter auf; ihr Formen- und Farbenreichtum erregen nicht minder wie die Verschiedenheit ihrer Lebensweise das Interesse. Den größten Bruchteil bilden Baumvögel, von denen viele so vollständig an das Leben im

Geäst der Baumkronen gebunden sind, daß sie gar nicht oder nur selten, zum Trinken oder zum Auflesen von Früchten, auf den Boden kommen. Im Durchschlüpfen des Astgewirrs und im Hüpfen von Zweig zu Zweig sind sie sehr gewandt; aber beim Aufenthalt in dem für den Flug unwegsamen Urwald können sie schlechte Flieger sein, wie die Hokkos (Cracidae), das Schopfhuhn (*Opisthocomus*) oder der Trompetervogel (*Psophia*) der amazonischen Wälder. Gerade solche sind völlig an den Wald gebunden, während gute Flieger, wie die vorwiegend in den Baumwipfeln lebenden Papageien, die Tauben, die Spechte auch außerhalb des Urwalds getroffen werden. Zu den Baumvögeln kommt noch eine geringere Zahl von Bodenvögeln, meist kleine Arten bis Drosselgröße, die sich im Gewirr des Unterwuchses auf dem Boden bewegen können und bis zu Mannshöhe in den Büschen aufsteigen; größere Formen, wie die Haubenperlhühner (*Guttera*) Afrikas, verlangen lichteren Bodenbewuchs. Im höheren Buschwerk lebt eine Menge von Passeres, wie Würger, Drosseln, *Pitta*-Arten, in Südamerika vor allem zahlreiche Formicariiden, Dendrocolaptiden und Pipriden. Manche Dendrocolaptiden suchen nach Art der Baumläufer die Stämme ab und beklopfen wie Spechte die Rinde. So hat jede Etage des Urwalds ihre Charaktervögel; am reichsten aber sind die Baumwipfel.

Auffällig ist es, wie häufig sich die Vögel des Urwalds außerhalb der Brutzeit zu Gesellschaften zusammenschließen, die teils nur aus einer Art, teils aus Vertretern verschiedener Arten und Gattungen zusammengesetzt sind und den Wald durchstreifen, wie das Bates[46]) für das tropische Südamerika, Swynnerton[47]) für Afrika schildert. In dieser Weise gesellig sind z. B. die meisten Papageien, *Psophia*, *Opisthocomus*, kleine Hokkos (*Penelope*) und viele andere. Das mag mit der Nahrungssuche zusammenhängen; denn unter den Urwaldvögeln gibt es zahlreiche Fruchtfresser: Papageien, Tauben, Tukane und Nashornvögel, Musophagiden, Cotingiden, Inambus u. a., und das verstreute Vorkommen der Fruchtbäume und die verschiedene Reifezeit ihrer Früchte zwingt diese Vögel zum Umherschweifen. In Bäumen mit reifen Beeren, namentlich in Feigenbäumen sammeln sich dann Scharen von Vögeln. Daß dies Umherschweifen gesellig geschieht, finden wir auch sonst bei Waldvögeln, aber nirgends so allgemein wie in den Tropen.

Unter den Insektenfressern sind durch ihre eigenartige Anpassung an das Baumleben die Spechte am auffälligsten. Für sie sind die zusammenhängenden Urwälder der Tropen Gedeihplätze, namentlich die von Südamerika und die der indischen Region; in Afrika kommen nur wenige und fast nur kleine Arten vor. Insektenfresser sind auch fast alle Bodenvögel. Trotz ihrer viel geringeren Anzahl sind sie für den Tropenwald in höherem Maße kennzeichnend als die Baumvögel; denn ihnen ist die Dämmerung des Urwaldsinneren so zum Lebensbedürfnis geworden, daß man sie geradezu als „Schattenvögel“ bezeichnen kann[48]). In den südamerikanischen Urwäldern sind es besonders Formicariiden und Conopophagiden. Sie suchen am Boden nach Spinnen, Insekten oder deren Larven oder halten sich im Zweig- und Blattwerk des

niedersten Unterholzes. Manche Formicariiden, vor allem *Pyriglena*, *Phlogopsis* und *Pitys*, ebenso wie der Kuckuck *Neomorphus geoffroyi*, werden stets als Begleiter der Züge der Wanderameisen (*Eciton*-Arten) getroffen — aber nicht etwa, weil sie sich von Ameisen nährten; vielmehr stürzen sie sich auf die Heuschrecken, Käfer und sonstigen Tiere, die sich vor diesen kleinen Raubtieren durch die Flucht zu retten suchen, und benutzen somit die Ameisen als Treiber[49]). Raubvögel sind im inneren Urwald spärlich vertreten.

Nur wenige von den Vögeln des Tropenwaldes haben eine ansprechende Stimme. Zwar fehlen gute Sänger, die denen der gemischten Breiten vergleichbar sind, durchaus nicht; aber sie treten doch gegenüber der Fülle lärmender und schreiender Arten so zurück, daß der mitteleuropäische Reisende das Frühjahrskonzert der heimischen Auen schmerzlich vermißt.

Von Säugern ist im tropischen Urwald nirgends auch nur annähernd eine solche Fülle vorhanden, wie man sie stellenweise im Grasland trifft. Ja der Mangel an jagdbarem Wild bietet eine große Schwierigkeit für das Reisen im Urwald. Die meisten Urwaldneger Afrikas z. B. leben daher als Pflanzenbauer; nur die Pygmäen sind ein Jägervolk, das aber nicht seßhaft sein kann, sondern von Zeit zu Zeit seinen Wohnplatz ändern muß. Die Seltenheit der Säuger im Urwald erscheint dadurch noch größer, daß sie, mit Ausnahme der Affen und Eichhörnchen, Nachttiere sind, die sich tagsüber in ihren Schlupfwinkeln verborgen halten. So kann man in den Wäldern Kameruns monatelang herumschweifen, ohne ein einziges Wildschwein zu Gesicht zu bekommen, obgleich die Spuren zeigen, daß beständig Scharen dieser Tiere die Wälder durchstöbern[50]). Ebenso ist es mit den Waldantilopen.

Die Mehrzahl der Urwaldsäuger sind Baumtiere, die nur selten auf den Boden kommen, also verhältnismäßig kleine Formen. Am häufigsten sieht der Beobachter Affen und — in den altweltlichen Tropenwäldern — Eichhörnchen, die auch der Artenzahl nach überwiegen. Die Affen fallen besonders durch ihr geselliges Auftreten auf und machen sich auch dem Gehör bemerkbar, wenn auch nicht alle in solchem Maße wie die Brüllaffen (*Mycetes*) Südamerikas, deren mißtönendes Geheul bei Sonnenuntergang den Wald erfüllt. Die weitaus größte Zahl der Affenarten gehört ja dem Walde heißer Gegenden an, und in ihrem Bau sind sie vorzüglich für das Baumleben geeignet. Viele von ihnen ernähren sich hauptsächlich von Früchten und unternehmen, wie viele Vögel, Wanderungen zu den reifenden Fruchtbäumen. So stellen sich in den indischen Tropen Hulman (*Presbytis entellus*) und Bunder (*Simia rhesus*) zur Zeit der Fruchtreife auf den Feigenbäumen (*Ficus indica*) ein. Geleitet werden sie zu den reifen Bäumen durch das Geschrei der Bucerotiden; sind diese in einen Fruchtbaum eingefallen, so werden sie meist tags darauf von Affen verjagt, denen andere folgen, bis die stärksten Arten, gewöhnlich Makaken, den Platz behaupten[51]). Auch Halbaffen, Spitzhörnchen (*Tupaja*), kleine Bärenformen wie Binturong (*Arctitis*) und Wickelbär (*Potos*) und in den neo-

tropischen Urwäldern die Faultiere (Bradypodiden) und der kleine Ameisenfresser (*Cycloturus*) gehören zu den Baumsäugern. Fledermäuse, besonders fliegende Hunde, benutzen die Kronen der Urwaldbäume, um dort den Tag zu verschlafen.

Andere Urwaldsäuger leben zwar hauptsächlich am Boden, vermögen aber Bäume zu erklettern. Hierher zählt vor allem der Gorilla, der durch sein hohes Gewicht und seine Größe weniger zum Aufenthalt im Astgewirr geeignet erscheint. Seine Wanderungen, die ihn tags durch die Wälder führen, macht er am Boden; dagegen nächtigen Weibchen und Junge auf Bäumen, während die alten Männchen auch dann am Boden bleiben. Auch der Jaguar, der Leopard und kleinere Katzen, Schuppentiere, Mäuse, Ratten und manche Insektenfresser besteigen gelegentlich die Bäume. Die am Boden lebenden Säuger sind teils kleine Schlüpfer, die sich gewandt durch die Lücken des Unterholzes hindurchwinden, teils große, muskelstarke Brecher, die sich mit Gewalt einen Weg bahnen. Zu den Schlüpfern zählen die kleinsten aller Huftiere, die Zwergmoschustiere (*Tragulus*-Arten im malayischen, *Hyaemoschus* im afrikanischen Urwald) und die ihnen konvergent entwickelten, zu den Nagern zählenden Agutis (*Dasyprocta*) der neuen Welt, ferner die zwerghaften kleinen Waldantilopen (*Cephalolophus*) in Westafrika und die Waldziegenantilope (*Nemorhoedus*) im malayischen Urwald. Auch einige größere Tiere wie Okapi, Sumpfantilopen (*Tragelaphus*) und Streifenantilopen (*Booceros*) können zu den Schlüpfern gezählt werden; ebenso läßt sich der Gorilla hier anreihen. Unter den Brechern steht obenan der Elefant, der durch die Urwälder der afrikanischen und indischen Tropen Straßen bricht, die von anderen Säugern noch besser ausgetreten und gangbar gehalten werden. Auf solchen Pfaden zieht das Nilpferd zur Waldweide und das Nashorn zur Tränke; sie benutzen der Büffel, der Löwe, der Leopard und selbst die Hyäne[52]). Auch der Tapir, die Schweinearten und die amerikanischen Pekaris und das Zwergflußpferd in Liberia arbeiten sich gewaltsam Wege durch das Unterholz. Aber alle diese Tiere sind hauptsächlich bei Nacht tätig.

Im tropischen Regenwald zeigen sich die Besonderheiten der Tierbevölkerung des Waldlandes am ausgesprochensten. Je mehr sich eine Waldformation von dieser Höhe der Ausbildung entfernt, je lockerer die Stellung der Stämme, je lichter der Kronenschluß, je spärlicher das Unterholz und je reicher der Graswuchs am Boden wird, je mehr die Ausdehnung der Waldparzellen abnimmt, je mehr Licht in den Wald dringt und bewegte Luft ihn durchstreicht, je mehr an die Stelle der Mannigfaltigkeit der Baumarten eine Einheitlichkeit tritt, um so mehr ändert sich die Gesamterscheinung des Waldes, um so geringer wird die Zahl der Charaktertiere, um so zahlreicher stellen sich Tierarten in ihm ein, die sich auch im offenen Gelände finden.

Der tropische Regenwald ändert sich ganz allmählich, gleichsam schrittweise, wo er in die Galeriewälder übergeht, die, dem Laufe der Flüsse folgend, in Form von schmalen Bändern ins Grasland und Steppengebiet hineinragen. Die für den Waldwuchs nötige Luft- und

Bodenfeuchtigkeit ist hier nur in der Nähe der Flüsse vorhanden; die Wachstumsfreudigkeit der Bäume nimmt ab, je weiter sich der Wald vom Fluß entfernt. Daher ist die Breitenausdehnung gering und der Wald selbst ist lichter. Der Unterschied in der Tierbevölkerung besteht vor allem im Fehlen der „Dämmerungsformen", die an das Waldesdunkel angepaßt sind. Aber die verhältnismäßig große Ausdehnung der Waldränder bei diesen schmalen Waldstreifen, sowohl nach dem Fluß wie nach dem Grasland zu, fördert die Lebensfülle, die ja überall an Waldrändern größer ist als im Waldesinnern. Insbesondere sind die Bodentiere zahlreicher und größer. Es finden sich viele Säuger aus Grasland oder Steppe im Walde ein, teils regelmäßig als Einmieter, teils als Flüchtlinge für die Dauer der Trockenzeit. Diese sind wenig charakteristisch für das Waldgebiet. Auch die Vogelwelt wird durch Kostgänger der Steppe vermehrt; die Zahl der Raubvogelarten z. B. ist wesentlich größer.

Auch die Tropenwälder im Überschwemmungsgebiet der Flüsse weichen von dem Typus des tropischen Regenwaldes in vielen Beziehungen ab. Hohe Bäume von den gewaltigen Ausmaßen der Urwaldriesen fehlen; sie finden im weichen Boden nicht genügend Halt. Dauernd sumpfige Stellen sind besonders reich an Palmen. Der Kronenschluß ist wesentlich lichter, der Boden der Sonne mehr zugänglich. Die Baumbewohner sind zwar meist Arten, die auch im Urwald leben; vor allem ist das Tierleben in den Wipfeln reich. Dagegen ist die Bodenfauna verarmt an niederen wie höheren Tieren. In den Wäldern der Varzea, des Überschwemmungslandes im Amazonasgebiet, machen sich von Säugern hauptsächlich Wildschweine (*Dicotyles*) und Tapir bemerkbar und in den Flußarmen der Manati[53]). Von Vögeln fehlen die eigentlichen Erdvögel ganz; dagegen stellen sich manche Vögel des Graslands ein, wie Finken, die im Festlandsurwald fehlen, zahlreiche Icteriden, Tyrannen und Spechte, auch Kolibris. Dazu gesellt sich, wie in den Galeriewäldern die Steppentiere, so hier eine große Anzahl von Vogelarten, die auf das Wasser angewiesen sind, Strandläufer, Reiher, Ibisse, Eisvögel u. a.[54]), die bei der Tierwelt der Fluß- und Seeufer ihre Besprechung finden sollen (Kap. XXIII).

Je weiter sich die Waldbestände von dem Optimum der Bedingungen entfernen, wie es im Tropenwald verwirklicht ist, um so mehr nimmt die Üppigkeit des Pflanzenwuchses und die Mannigfaltigkeit der hier vereinigten Pflanzenarten ab, um so geringer wird auch die Eigenart der Tierwelt, besonders der Wirbeltiere. Schon in den Tropen und Subtropen macht sich das bemerkbar beim Übergang in die Gebiete langdauernder Dürre und beim Aufstieg zu den kühleren Höhen der Gebirge; noch deutlicher wird der Unterschied in den gemäßigten und kalten Gürteln. Die Höhe der Waldbäume nimmt ab; an den tieferen Vorbergen des Kaukasus beträgt sie noch 20—30 m, in unseren Mittelgebirgswäldern wenig über 15 m, bis sie in den Birkenwäldern des Nordens und den Krummholzkieferbeständen an der Baumgrenze unserer Gebirge Mannshöhe kaum übertrifft. Die schärfere Auslese infolge der vom Optimum abweichenden Außen-

bedingungen bewirkt eine größere Eintönigkeit der Baumarten. Selbst in unseren Mischwäldern sind nicht mehr als 10—15 Baumarten vorhanden, und immer mehr fördern extreme Bedingungen das Überwiegen oder Alleinherrschen bestimmter Baumarten, so daß schließlich einheitliche (monotone) Wälder auftreten, so im Norden, im Gebirge, in Patagonien. Von solchen Veränderungen wird natürlich die Tierwelt in ihrer Zusammensetzung stark beeinflußt. Mit dem Nachlassen der Dichte und Höhe des Waldes treten die ausschließlichen Baumbewohner immer mehr zurück; die zunehmende Bewegungsfreiheit am Boden bei geringerer Üppigkeit des Unterwuchses gestattet den Bodenbewohnern unter den Säugern und Vögeln bedeutendere Größe und reichere Entwicklung. Hirsche und Wildrinder, Bär und Wolf, Pfauen, Fasanen, Waldhühner (Auer-, Birk- und Haselhuhn), in Amerika Truthühner beleben den Waldboden. Von der zunehmenden Monotonie des Baumbestandes wird vorwiegend die niedere Tierwelt beeinflußt, Insekten und Mollusken. Die Insekten besonders sind ja zum größten Teil Kostgänger der Bäume, und zwar oft monophage Spezialisten; daher wird in monotonen Wäldern die Zusammensetzung der Insektenfauna hauptsächlich von der herrschenden Baumart bestimmt und ist verschieden, je nachdem Laub- oder Nadelwald und wieder Eichen-, Buchen- oder Birken-, Fichten- oder Kiefernwald vorliegt.

Einige Beispiele mögen genügen, um zu zeigen, wie sich auch in den Tropen mit dem Gepräge des Waldes dessen Bewohnerschaft ändert. In Java sind in Höhen von 1500—3000 m ü. M. die Wälder nicht mehr so unwegsam und dunkel wie der Urwald der tieferen Stufen. Um kleine Seen, Sümpfe und Quellbecken finden sich grasbewachsene Ufer; auch sonst sind Grasplätze in den Wald eingesprengt. Daher finden sich hier auch Grasfresser ein. Das Nashorn (*Rhinoceros sondaicus*) hat hier seinen Hauptaufenthalt, wenn es auch in tieferen und vor allem in höheren Stufen nicht fehlt, auch der Banteng (*Bos sondaicus*) findet sich hier; hier grasen Hirsche (*Cervus russa*), und ihnen folgt der Tiger und „sein getreuer Herold", der Pfau[55]. — Höher hinauf im Gebirge nimmt mit dem Gras die Menge der Hirsche zu; in den parkartig lichten Casuarinawäldern zwischen 2500 und 3500 m kommen sie in Rudeln von 100—1500 Stück vor. Auch in den einheitlichen Djati-Wäldern, wo der Teakbaum (*Tectona grandis*) in forstlicher Pflege gebaut wird, sind Grasfresser wie Hirsche und, im Grasdickicht verborgen, Wildschweine die auffälligsten Säuger, immer gefolgt vom Tiger; im übrigen ist dieser monotone Forst besonders tierarm[55] [56].

Nach anderer Richtung entfernt sich der Buschwald, am Rande der Steppe und in diese selbst eingesprengt, vom Optimum. In diesen regenarmen Wäldern sind Trockenlufttiere von weiter Verbreitung die Hauptbewohner. Amphibien kommen vor; aber sonst sind Feuchtlufttiere sehr spärlich, wie Regenwürmer, Landschnecken und Landasseln, oder fehlen ganz wie Landplanarien. Auch hier bietet der Wald, der nie auch nur annähernd so große Strecken deckt wie der tropische Regenwald, vielen Tieren nur die Schlupfwinkel für Ruhe und Fort-

pflanzung, Brutstätten für die Vögel, die in der Steppe ihre Nahrung suchen, Verstecke für kleine Antilopen, Wildschweine, Raubtiere. Nur die Affen und einige kleine Baumsäuger sind ihm wirklich eigen.

Die Wälder der gemäßigten Zone im Norden der alten und neuen Welt zeigen ein sehr wechselndes Aussehen. In den wärmeren Teilen herrscht Mischwald vor, zum Teil mit immergrünen Laubhölzern, wie Steineichen, dazu Buchen, Hainbuchen, Rüstern, Kastanien, von lianenartig kletternden Pflanzen, wie Epheu, Weinrebe u. a., umrankt. Mehr nach Norden und im Gebirge aufwärts wird der Wald ärmer an Baumarten; es mischen sich Nadelhölzer ein, Cypressen, Tannen, Kiefern. In noch kälteren Gegenden gewinnen die Nadelhölzer die Oberhand; nur Birke und Erle vermögen neben ihnen zu bestehen und bilden stellenweise einheitliche Wälder nahe der Baumgrenze des Hochgebirgs und in der Subarktis. Auch in diesen Wäldern der gemäßigten Breiten ist große Ausdehnung immer wieder mit Tierarmut verknüpft; das gilt für Sibirien ebenso wie für Nordamerika, wo Reisen durch den Wald nur bei ausgiebiger Proviantmitnahme möglich sind. Typische Waldsäuger sind nur Eichhorn und Flughörnchen (*Pteromys*), manche Schlafmäuse, wie der Siebenschläfer (*Glis glis*), einige Marderarten, z. B. *Mustela martes*, die Wildkatze und der Luchs. Weit auffälliger sind durch ihre Größe manche bodenbewohnende Säuger, die hier leben: Hirsche, Reh und Elch, letzterer besonders in Sumpfwaldungen; das Wildschwein, eigentlich ein Tier der Schilfdickichte, findet hier Unterschlupf; Dachs und Fuchs sind besonders in den Randgebieten zu Hause. Der Wolf ist kein eigentliches Waldtier; hier liegt nur sein Versteck, nicht sein Jagdrevier. Eher ist der halb phytophage Bär im Walde heimatberechtigt. Reicher ist die Reihe der Vögel, die dem Walde angehören: Spechte, Tauben (bei uns Ringel-, Hohl- und Turteltaube, *Columba palumbus, C. oenas, Turtur turtur*), Kreuzschnabel (*Loxia*), Hakengimpel (*Pinicola*), Fink, Häher, Kuckuck, Waldschnepfe finden ihre Nahrung selbst im tiefen Walde. Viele andere bevorzugen die Randzonen. Für die Tagraubvögel, den Kolkraben (*Corvus corax*), den schwarzen Storch (*Ciconia nigra*) und den Fischreiher bietet der Wald nur die Niststätte. Dagegen sind Waldkauz (*Strix aluco*) und Waldohreule (*Asio otus*) und der Ziegenmelker (*Caprimulgus*) mehr an den Wald gebunden.

Für die höheren Wirbeltiere ist die Auswahl der Holzarten, die den Wald aufbauen, weit weniger entscheidend als für niedrige Formen, besonders soweit diese Nahrungsspezialisten (stenophag) sind. Es gibt zwar auch Vögel und Säuger, die an Laubholz gebunden sind und das Nadelholz streng meiden. Dahin gehört bei uns von den Vögeln Haselhuhn (*Tetrao tetrix*) und Fasan, Pirol, Singdrossel und Amsel und die Grasmücken (*Sylvia*), von den Säugern die Haselmaus (*Muscardinus avellanarius*); es mag das damit zusammenhängen, daß sie nur im Laubwald die ihnen zusagende Nahrung finden. Andere kommen fast ausschließlich im Nadelwald vor. Der große Buntspecht (*Dendrocopus major*) bevorzugt zur Brutzeit Nadelwälder, der Schwarzspecht (*Picus martius*) ist ganz auf sie beschränkt, ebenso der Tannenhäher (*Nucifraga*) und eine Anzahl Sperlingsvögel, wie Kreuzschnabel (*Loxia*), Zitronfink

(*Acanthis citrinella*), Zeisig (*A. spinus*), Tannen- und Haubenmeise (*Parus ater*, *P. cristatus*) und die Goldhähnchen (*Regulus*). Nadelholztier ist auch das Auerhuhn (*Tetrao urogallus*), das sich im Winter fast nur von Fichtennadeln nährt. Auch hier ist hauptsächlich die Nahrung für die Wahl des Wohnorts bestimmend.

Die niederen Tiere, insbesondere Mollusken und Insekten, sind in viel höherem Grade abhängig von den Baumarten, die den Wald zusammensetzen. „Hauptfundort für Schnecken bleibt immer der Laubwald, besonders der Buchenwald, wenn er nicht zu trocken ist und genug Unterholz hat. Auf den Randgebüschen und unter denselben, im feuchten Moos und auf und unter der Bodendecke treiben sich eine Menge kleiner Arten herum. Auch an den Stämmen der Bäume sind Arten von *Helix*, *Buliminus*, *Clausilia* und *Limax* mitunter in Mengen zu finden“[57]. Dagegen wird Nadelwald von den meisten Schnecken gemieden, und auch im Eichenwald sind sie spärlich. Ihre Nahrung, Pilze und Algen, würden sie im feuchten Waldboden und an den Stämmen genug finden; aber für ihre weichhäutige Sohle ist der mit Nadeln bestreute Boden und die rauhe Oberfläche der Stämme nicht geeignet. — Die Insekten des Waldes sind in ihrer Mehrzahl Kostgänger der Bäume, und zwar häufig auf bestimmte Teile bestimmter Baumarten beschränkt; sie sind Blatt-, Bast- oder Holzfresser, oder saugen Säfte, oder erzeugen als Brutstätten für ihre Nachkommenschaft Gallen, oder leben im Mulm zerfallenden Holzes oder faulenden Laubes. Die Hauptrolle spielen Käfer und Schmetterlinge, dazu kommen von Hymenopteren Holzwespen, Blattwespen und Gallwespen und als Parasiten aller solcher Formen die Schlupfwespen. Den Ameisen ist schattiger Wald zu kühl; in Nadelwäldern aber sind sie häufiger, wo *Formica rufa* ihre mächtigen Kuppelbauten aufführt und die Holzameisen (*Camponotus*) ihre Wohnungen in Fichten- und Kiefernstämme nagen; unsere sonnigen Kiefernheiden sind durch ihren Artreichtum an Ameisen ausgezeichnet. Die Bedeutung der Dipteren (*Sciara*-Larven = Heerwurm, Raupenfliegen), Hemipteren und Orthopteren dagegen ist weit geringer.

Sommergrüne Laubbäume sind den Schädigungen der Insekten gegenüber viel widerstandsfähiger als Nadelhölzer. Völliger Kahlfraß wird von ihnen leichter überstanden, da sie ohnedies jedes Jahr ihre gesamte Belaubung erneuern müssen und dementsprechend größere Mengen von Vorratsstoffen zur Verfügung haben als die Nadelbäume, die ihre gesamte Nadelmasse erst binnen 10—11 Jahren erneuern, also bei völliger Entnadelung eine ganz ungewöhnliche Leistung aufbringen müßten, der sie meist nicht gewachsen sind. Auch die Beschädigung des Bastes durch Insektenfraß ist bei ihnen weniger eingreifend als bei Coniferen. Dem Klima gegenüber sind, wie der künstliche Anbau zeigt, die Nadelhölzer bei uns ebenso widerstandsfähig als die Laubhölzer. Die Insekten sind also wesentlich dabei beteiligt, die Nadelhölzer im Gebirge und nach Norden gegen die Baumgrenze zurückzudrängen, wo das kältere Klima diesen Feinden mehr und mehr eine Grenze setzt. Besonders günstig für Insekten sind Eichenwälder, bei

denen der Kronenschluß weniger dicht ist und die Belaubung später eintritt als bei Buchen, so daß sich das Unterholz besser entwickeln kann. Die Eiche ist der insektenreichste Laubbaum in unseren Breiten. Nicht weniger als 86 Arten von Gallwespen kommen an unseren Eichen vor; die Larven unserer größten Käfer, des Hirschkäfers (*Lucanus cervus*) und des Heldbocks (*Cerambyx cerdo*) leben in ihren Holz, und neben ihnen die Raupe eines unserer größten Schmetterlinge, des Weidenbohrers (*Cossus cossus*). An den Blättern fressen die Raupen von Eichenwickler (*Tortrix viridana*), Frostspanner (*Cheimatobia brumata*), Goldafter (*Liparis chrysorhoea*), Schwammspinner (*L. dispar*), Nonne (*L. monacha*) und Eichenprozessionsspinner (*Cnethocampa processionea*). Weit weniger ausgesetzt sind Buchen, Ahorn und andere Laubbäume.

Die Nadelhölzer sind viel anfälliger gegenüber Insektenfraß. Kahlfraß ist für sie meist tödlich, sicher dann, wenn er sich im folgenden Jahr wiederholt. Borkenkäfer werden in gesunden Stämmen durch den Saftaufstieg abgetötet; wenn aber bei starker Vermehrung dieser Käfer nach Schnee- und Windbruch die Angriffe sich häufig wiederholen, dann können auch gesunde Bäume so geschwächt werden, daß sich die Käfer erfolgreich in ihnen ansiedeln und sie zum Absterben bringen. So erklären sich die riesigen Verwüstungen, die der Fichtenborkenkäfer *Ips typographus* z. B. Anfang der 70er Jahre vorigen Jahrhunderts im Böhmerwald anrichtete[58]). Die Kiefer hat besonders zahlreiche Kostgänger aus der Reihe der Schmetterlinge: Kiefernspanner (*Bupalus piniarius*), Kieferneule (*Panolis piniperda*), Kiefernprozessionsspinner (*Cnethocampa pinivora*), Kiefernspinner (*Dendrolimus pini*) und Kiefernschwärmer (*Hyloicus pinastri*) sind ihr eigen und treten nicht selten in Masse, zuweilen zerstörend auf.

Es ist einleuchtend, daß bei der stenophagen Natur so vieler baumbewohnender Insekten Mischwälder viel artenreicher sein müssen als monotone Wälder; aber solche Massenvermehrungen, wie sie in diesen vorkommen, treten in ihnen kaum auf. Höchstens kommt es zu riesiger Vermehrung eines so euryphagen Schmetterlings wie der Nonne (*Liparis monacha*), dessen Raupe Laubblätter und Nadeln wahllos in gleicher Weise frißt.

Wie in den Tropen die Galeriewälder infolge ihrer ausgedehnten Waldränder besonders reich bevölkert sind, so gilt das auch für die lichten Auwälder, die in gemäßigten Breiten den Flußläufen hier und da folgen. Sowohl an Vögeln und Säugern wie auch an wirbellosen Tieren sind sie besonders reich. In ähnlicher Lage sind Stellen, wo der Wald sich gleichsam auflöst: Feldgehölze, Park- und Gartenlandschaft. In Kap. XXVIII wird bei der Besprechung der Kulturlandschaft davon die Rede sein.

An der Waldgrenze, im hohen Norden wie im Gebirge, schrumpfen die Wälder zu mehr oder weniger dichten Buschdickichten zusammen. Ihre Ausdehnung kann bei den arktischen Birkenwäldern sehr bedeutend sein und viele Quadratkilometer betragen; ihre Höhe aber geht nicht über 2—3 m hinaus. Baumsäuger fehlen hier ganz. Die Waldwirbeltiere sind Vögel, und auch von diesen sind es nur wenige Arten, diese

aber oft in großer Stückzahl. Vögel, die so dem Baumleben angepaßt sind, wie Spechte, Kuckuck, Häher, Goldhähnchen, fehlen.

An der polaren Waldgrenze sind diese Zwergwälder aus krüppelhaften Fichten oder schließlich aus Erlen, Birken und Weiden von niedrigem, buschartigem Wuchs zusammengesetzt. In Island z. B. erreichen die Büsche der Birken und Weiden kaum die Höhe des Menschen und stehen meist so licht, daß man ohne Mühe hindurchgehen kann; an manchen Stellen aber rücken sie zu Dickichten zusammen. Das sind die Lieblingsplätze der Rotdrossel (*Turdus musicus*), während der andere Charaktervogel des isländischen Waldes, der Leinfink oder Birkenzeisig (*Acanthis flammea*) meist offenere Stellen bevorzugt [59]). „Der Birkenzeisig ist in demselben Grade an solche Birkenwaldungen gebunden wie der Kreuzschnabel an den Tannenwald"; er lebt da im Sommer von Insekten, namentlich von den in unsagbaren Mengen schwärmenden Mücken, im Winter von Birkensamen, und nur wenn dieser schlecht geraten ist, muß er südwärts ziehen. In den nordischen Birkenwäldern hat aber auch die Wacholderdrossel (*Turdus pilaris*) ihre eigentlichen Brutplätze; sie nistet gesellig und oft so dicht, daß jeder Baum ein bewohntes Nest trägt; der brütenden Pärchen sind in einer solchen Kolonie mehr als 100, ja Boie fand auf den Lofoten Brutkolonien von mindestens 500 Paaren [60]). Der Verwandte des Leinfinks, der Zeisig (*Acanthis spinus*) geht dagegen nur so weit nach Norden, als Nadelhölzer reichen; auch der Seidenschwanz (*Bombycilla garrulus*) nistet in Nadelholz.

Literatur.

1) H. Mayr, Waldbau auf naturgesetzlicher Grundlage. Berlin 1909. — 2) *Bollinger, Gastropoden, S. 176. — 3) H. Gadow, Proc. Zool. Soc. 1905², S. 239. — 4) Schubert, Naturwiss. 6, S. 46. — 5) *Wallace, Amazon, S. 10. C. Ribbe, D. Entom. Ztschr. „Iris" 1907, S. 113—156. — 6) David nach K. Lampert, Jahresh. V. f. v. Nkde. Württemberg 70, S. 43. — 7) Ad. Rörig, A. f. Entw.-Mech. 10, S. 592. — 8) Abb. in Brehms Tierleben, Amphib. u. Rept. 1, S. 322. — 9) *Lydekker, Geogr. Verbr., S. 168 f. — 10) L. Döderlein, ZJb. Syst. 14, S. 49—61. — 11) *Bates, Amazonas, S. 25 u. 166. — 12) H. Krauß, ZJb. Syst. 5, S. 347 f. — 13) Cooke in *Cambridge N. H., Molluscs, S. 27 u. 124. — 14) A. Koenig, Journ. f. Ornithol., Sonderheft 1920, S. 82. — 15) J. v. Kennel, Arb. Z. Inst. Würzburg 6, S. 260. — 16) C. R. 3me Congr. Int. Zool. Leyde, S. 227. — 17) G. Schneider, ZJb. Syst. 23, S. 143 ff. — 18) *Kleine Schriften 1, S. 156. — 19) *Brehms Tierleben, Säuger 2, S. 526. — 20) M. Hiesemann, Die Lösung der Vogelschutzfrage, 1911. — 21) E. v. Dombrowski, Weidmann 21, S. 438. — 22) *Junghuhn, Java 1, S. 222 f. — 23) *v. Middendorf, Sibir. Reise 4², S. 874. — 24) *Waibel, Urwald, S. 20. — 25) W. Volz, Im Dämmer des Rimba. 2. Aufl. Breslau 1922, S. 80 ff. — 26) *Bollinger, Gastropoden, S. 176. — 27) *Koningsberger, Java, S. 500. — 28) *Wallace, Amazon, S. 302; *Hickson, Celebes, S. 236; *Waibel, Urwald, S. 11; *Bürger, trop. Südam., S. 92 ff.; A. Schultze, 44. Ber. Senckenb. Ges., S. 143—158. — 29) Mildbraed, Naturwiss. 10, S. 355. — 30) *Bates, Amazonas, S. 34. —

31) W. Volz, Naturw. Wschr. NF. 20, S. 202. — 32) *Schomburgk, Reisen 2, S. 168. — 33) *Brehms Tierleben, Säuger 4, S. 319. — 34) Ridgeway, Journ. R. Anthrop. Inst. 40, S. 18. — 35) *Wallace, Malay Arch. 2, S. 53. — 36) F. Stuhlmann, Mit Emin Pascha im Herzen von Afrika, Berlin 1894, S. 408. — 37) *Ansichten der Natur 1, S. 333 ff. — 38) *Tennent, Ceylon, S. 479—485. C. Semper, Ztschr. f. wiss. Zool. 13, S. 359. — 39) H. Schubotz, SB. Ges. natf. Fr. 1909, S. 404. — 40) A. Forel, Biol. Cbl. 25, S. 170—181. — 41) E. Ule, Naturw. Wschr. NF. 6, S. 145—150. — 42) H. N. Ridley, Journ. Straits Branch of Roy. Asiat. Soc. Singapore, 1890. *Doflein, Ostasienfahrt, S. 479. — 43) H. Miehe in *Handwbuch d. Naturw. 1, S. 255—265. — 44) *Brehms Tierleben, Amph. u. Rept. 1, S. 258, 318, 321, 322. — 45) Proc. Zool. Soc. 1896, S. 872. — 46) *Amazonas S. 347. — 47) Ibis (10) 3, S. 346—354. — 48) E. Snethlage, J. f. Ornithol. 61, S. 469—539. — 49) H. Meerwarth, Globus 86, S. 309—315. — 50) Y. Sjöstedt, Bihang Svenska Vet.-Ak. Handlingar 23 Afd. 4, Nr. 1, S. 4f. — 51) J. L. Weyers, Rev. biol. Nord France 7, S. 132—138. — 52) *Brehm, Vorträge, S. 151. — 53) *Pöppig, Reisen in Chile 2, S. 373. — 54) E. Snethlage, J. f. Ornithol. 61, S. 469—539. — 55) *Junghuhn, Java 1, S. 336, 254. — 56) *Koningsberger, Java, S. 426. — 57) W. Kobelt, Nassauische Molluskenfauna, Wiesbaden 1871, S. 17. — 58) J. F. Judeich und H. Nitsche, Forstinsektenkunde 1, S. 515. — 59) *Hantzsch, Vogelwelt Islands, S. 57. — 60) *Brehms Tierleben, Vögel 4, S. 142.

XXII. Die Tierwelt des trockenen offenen Geländes.

In schroffem Gegensatz zum Wald mit seiner Blick und Bewegung hindernden Enge, seinem stockwerkartigen Aufbau in senkrechter Richtung, mit seinem Lichtmangel und seiner stagnierenden Luft, seiner mehr gleichmäßig bleibenden Feuchtigkeit und seiner mäßigen Temperaturschwankung stehen die weitgedehnten sichtigen, sonnigen und luftigen Flächen des offenen Geländes, sei es Ebene oder Hügelland, mit dem oft schroffen und ausgiebigen Wechsel von Temperatur und Feuchtigkeit. Freilich fällt unter den Begriff des offenen Geländes eine außerordentlich große Mannigfaltigkeit von Formationen zusammen: die Grasflur mit einer lückenlosen Stufenleiter von Abänderungen, vom üppigen tropischen Grasland über die verschiedenartigen Steppen bis herab zur Vorwüste und Wüste, in denen Gras, wovon die Bezeichnung genommen ist, ganz fehlt. Ein eigenartiges Verhalten dagegen zeigt das Hochgebirge; wenn es sich auch durch den Mangel an Waldwuchs dem offenen Lande anschließt, so bietet es doch durch seine Erhebung über den Meeresspiegel, durch die oft sehr bedeutende Neigung des Bodens, durch die verminderte Sichtigkeit und die mit der Erhebung verbundenen besonderen Verhältnisse des Klimas und Bodens eine solche Fülle von Eigentümlichkeiten, daß es eine gesonderte Besprechung erfordert (Kap. XXIV). Auch die flachen, wasserreichen und oft sumpfigen Gebiete, wie Brücher und Moräste mit Einschluß der Tundra,

Fluß-, See- und Meeresufer sind durch die Menge von Feuchtigkeit und durch die Nähe von mehr oder weniger großen Wasserflächen in besonderer Weise gekennzeichnet und sollen hier aus dem Begriff des offenen Geländes ausgeschieden werden (Kap. XXIII). Ebenso findet die Eiswüste der Pole besser eine getrennte Besprechung (Kap. XXV). Wenn wir aber im übrigen so unähnliche und in mancher Beziehung gegensätzliche Erscheinungsformen wie das vegetationsreiche Grasland und die magere Salzsteppe, das üppige Tschernosemgebiet und die dürre lebensarme Wüste hier zusammenfassen, so zeigen sie eben mancherlei Gemeinsamkeiten in der Beschaffenheit ihrer Tierbevölkerungen, für die uns ihre Besonderheiten als offenes Gelände den Schlüssel liefern.

Der Wald bedarf zu seinem Gedeihen eines gewissen Mindestmaßes von Feuchtigkeit im Boden und in der Luft (vgl. S. 434 f.). Wo dieses fehlt, da ist es aus mit großen, zusammenhängenden Waldbeständen. Mehr oder weniger verstreute Baumgruppen und Einzelbäume mögen in Übergangsgebieten vorkommen; aber die wesentlichen ökologischen Eigentümlichkeiten des Waldes, seine Abgeschlossenheit mit ihren klimatischen Begleiterscheinungen, seine Eingeschränktheit fallen damit fort. Sonnenlicht und Luftbewegung sind nicht mehr ausgeschlossen, und damit treten alle Erscheinungen auffällig hervor, die mit ihrem Wechsel zusammenhängen. Gerade die geringere Feuchtigkeit, die als wesentliche Ursache für das Schwinden des Waldes gelten muß, und ihre ungleichmäßige Verteilung im Lauf des Jahres ist für das Tierleben von Wichtigkeit. Geringe Niederschlagsmengen sind besonders für ausgedehnte Ebenen kennzeichnend. Diese erhitzen sich im Sommer stark und entnehmen selbst feuchten Luftströmungen, die über sie hinstreichen, keine Niederschläge; denn dazu ist ja Abkühlung erforderlich. So erreichen gerade Ebenen oft das Minimum von Feuchtigkeit nicht, das der Wald braucht. Dies gilt in gleicher Weise für Tief- wie für Hochebenen.

Immerhin zeigen Luft- und Bodenfeuchtigkeit im offenen Gelände noch allerhand Abstufungen. Subxerophilen Gegenden wie den Savannen des Kongogebietes oder Guianas, den Campos Brasiliens und den Graswildnissen der Sunda-Inseln schließen sich wasserarme an, Steppen aller Art und Heiden, bis schließlich in der Wüste das geringste Maß von Feuchtigkeit erreicht wird. Das Zusammendrängen der spärlichen Regen auf beschränkte, oft recht kurze Zeiträume ist es, was dann zeitweilig für das Pflanzen- und Tierleben günstige Bedingungen schafft. Aber im unregelmäßigen Eintreffen der belebenden Regenschauer liegt selbst für die angepaßte Bewohnerschaft eine große Gefahr, und länger als sonst anhaltende Trockenheit kann vernichtende Wirkung haben. Bei dem trockenen Winter 1863 gingen in den südafrikanischen Steppen ganze Scharen Wild elend zugrunde[1]); während der großen Dürren (gran secos) sterben in den Pampas am La Plata nicht nur die eingeführten Herdentiere, sondern auch eingeborene Tierarten, wie u. a. die Pampashirsche (*Odocoileus bezoarticus*) zu Tausenden, und in einzelnen Teilen Indiens müssen nach einer Dürre 10 Jahre

und noch mehr vergehen, ehe die eingeborenen Tiere wieder die volle Artenzahl erreicht haben[2]).

Daher sind im allgemeinen nur Trockenlufttiere den Verhältnissen im offenen Lande voll gewachsen. Feuchtlufttiere, wie Schnecken, Asseln und Amphibien, fehlen zwar nicht ganz; aber sie erreichen hier keine starke Entwicklung nach Art- und Stückzahl und sind an bestimmte Ausnahmebedingungen gebunden. Dagegen ist das offene Land die bevorzugte Heimat für sehr viele Reptilien und eine Menge Insekten, vor allem solche mit unvollkommener Verwandlung wie Termiten und Orthopteren, besonders Heuschrecken, die in ihrer Bedürfnislosigkeit für Wasser und in ihrer Vorliebe für hohe Temperaturen hier leicht auszudauern vermögen. Auch Vögel, für deren Fluggewandtheit die Strecken bis zur nächsten Wasserstelle gering sind (Tauben z. B. legen in 1 Minute mehr als 1 km zurück) und die im übrigen sparsam mit dem Wasser hausen (vgl. S. 44), können der Trockenheit trotzen. Von den Säugern kommen hier hauptsächlich Wassersparer vor, Formen mit geringer Entwicklung der Hautdrüsen (Nager), mit konzentriertem Urin (Antilopen), mit trockenem Kot. Viele Nager, wie Pfeifhase (*Ochotona*), Mara (*Dolichotis*) oder Stachelschwein (*Hystrix*), eine große Anzahl Antilopen, wie die *Oryx*-Arten, Elenantilopen (*Oreas*), Kuhantilopen (*Bubalis*), Ducker (*Cephalolophus*), ferner das Erdferkel (*Orycteropus*) und manche Gürteltiere (z. B. *Dasypus minutus*), können Monate lang ausdauern ohne zu trinken; ihnen genügt das spärliche Wasser, das sie mit der Nahrung, mit Knollen und Zwiebeln, mit Melonen und sukkulenten Pflanzen aufnehmen, zur Bestreitung ihres Flüssigkeitsbedürfnisses. Kamele können 5 Tage, ja zur Not 10—12 Tage ohne Wasser auskommen. Elefanten brauchen nur alle 2—3 Tage zum Wasser zu kommen, Herden mit jungen Kälbern allerdings öfter. Manche Huftiere, wie Kamel, Zebra und Weißbartgnu (*Connochaetus albojubatus*) zögern auch nicht, Salzwasser zu trinken, wie es sich in vielen Steppen findet, ja es sagt ihnen besonders zu[3]). Dagegen sind Nashorn, Wasserbock (*Cobus*) und Riedbock (*Cervicapra*), Affen und auch Hasen nie weit vom Wasser entfernt, so daß sie täglich hingelangen können, um ihren Durst zu stillen. Viele Säuger der Steppe haben eine feine Witterung für Feuchtigkeit. Ferne Regen bewirken im südafrikanischen Veld eine Abwanderung des Wildes, und Elefanten werden durch einen verfrühten Platzregen in 100 km Entfernung magnetisch angelockt[4]).

Eine durchgehende Eigentümlichkeit des offenen Landes sind die starken Schwankungen der Temperatur, besonders zwischen Tag und Nacht, oft aber auch zwischen Sommer und Winter. Da ist kein schützendes Blätterdach vorhanden, kein Abschluß, um bei Tag dem Eindringen der Sonnenstrahlen zu wehren und nachts die Ausstrahlung zu verhindern, die durch einen wolkenlosen Himmel begünstigt wird. In den Savannen Kameruns folgt eine Mittagshitze von fast 40° C im Schatten einer Nachttemperatur von + 3°, ja in der Sahara kann nach noch größerer Tageshitze ein Nachtfrost von — 5° eintreten, und selbst in Südwestafrika sind Schwankungen von 40° C binnen 24 Stunden

nichts Unerhörtes. In den Wüsten Arizonas kann plötzlicher Windwechsel Temperatursprünge von 36° C binnen 8 Stunden bringen. Im Hochtibet steigt im Sommer die Mittagshitze bis nahe an 40°, die Winterkälte kann — 37° und darüber betragen. Für stenotherme Tiere ist daher im offenen Gelände kein Platz, und selbst die eurythermen Formen, die sich hier finden, brauchen Schutz sowohl vor zu großer Hitze wie vor grimmiger Kälte. Insbesondere gilt das auch für die homöothermen Tiere, die Vögel und Säuger. Dies um so mehr, wenn in völlig offener Ebene gegen unmittelbare Sonnenbestrahlung für größere Tiere jede Deckung fehlt.

Auch die Luftbewegung findet im offenen Gelände kein Hindernis. Winde und Stürme, die hier zeitweise häufig sind, brausen über ebenes oder hügeliges Land ungeschwächt, zuweilen mit ganz ungeheurer Gewalt dahin; sie führen Staub, Sand oder Schnee mit sich und können, wenn sie stark sind, Tiere von der Größe eines Schafs mitschleppen. Die „Giftwinde" der afrikanischen und arabischen Wüste, die Staubstürme und Sandorkane Transkaspiens, die Burane der asiatischen Hochsteppen und die Blizzards der Prärien Nordamerikas sind berüchtigt wegen ihrer vernichtenden Wirkung. Deckung gegen sie fehlt im offenen Lande. — Und schließlich fehlt auch mehr oder weniger eine Deckung gegen Sicht, wie sie Pflanzenfresser zum Schutz gegen das Raubtier, Fleischfresser zum Anschleichen der Beute brauchen.

Bei diesem Mangel an Deckung gegen Temperaturextreme, Wind und Sicht ist es erklärlich, daß im offenen Gelände weit häufiger als anderswo Grabtiere vorkommen, die sich Höhlen anlegen und damit selbst die fehlende Deckung schaffen. Im Boden sind sie gesichert gegen Hitze und Kälte, gegen Sturm und viele Verfolger. Die tieferen Bodenschichten zeigen viel geringere Temperaturschwankungen als die Oberfläche; ihre Temperatur nähert sich mit zunehmender Tiefe der mittleren Jahrestemperatur des betreffenden Ortes. Die Temperaturschwankungen verschwinden schon nahezu in 0,5 m Tiefe; die jährlichen Schwankungen werden gemildert derart, daß der Boden schon in mäßiger Tiefe im Sommer bedeutend kälter, im Winter wesentlich wärmer ist als an der Oberfläche. So finden die Tiere hier einen Schutz vor der Tagesglut und vor der nächtlichen Kälte, vor Sommerhitze und Frost im Winter. Manche Steppentiere schließen ihre Höhlen bei Tag gegen das Eindringen der Hitze, z. B. der Springhase (*Pedetes caffer*)[5], wie das die Winterschläfer, z. B. der Bobak (*Marmotta bobac*), regelmäßig zur Abhaltung der Winterkälte tun.

Zu den Grabtieren des offenen Landes gehören in erster Linie Ameisen und Termiten. Die Ameisen, deren Nester im Walde sich zu hohen lockeren Kuppeln über den Boden erheben oder gar frei von den Ästen der Bäume herunterhängen können, legen im offenen Gelände ihre Nester unter Steinen an oder graben sie, oft sehr tief, in die Erde hinein. Oberirdische Kuppeln fallen um so mehr fort, je stärker die Gegend dem Winde ausgesetzt ist; in Wiesen und Grasland werden Erdkuppeln über den unterirdischen Nestern angelegt, in der Wüste liegt die ganze Wohnung im Boden, und der Wind verweht

sehr schnell die Sandwälle, die sich während der Bauarbeit um den Nesteingang häufen[6]). Auch die Termiten, die in Bäumen die Stämme ausnagen oder im Geäst Karton- oder Erdnester bauen, graben im offenen Gelände ihr Nest in den Boden ein und können darüber aus dem herausgeschafften Material mit Hilfe ihres klebrigen Speichels dauerhafte widerstandsfähige Hügelbauten anlegen, die durch die Härte ihrer Wand Wind und Wetter trotzen und im Innersten durch die zahlreichen Luftkammern thermisch isoliert sind. Die Regulierung der Innentemperatur hat zuweilen auch auf die Form der Bauten einen Einfluß; die sog. Kompaßnester z. B. in Arnhemsland (Port Darwin im tropischen Australien) sind lang, schmal und hoch und kehren ausnahmslos ihre scharfkantigen Schmalseiten nach Süden, so daß sie der



Abb. 119. „Kompaßnest" einer Termitenart, links von der Fläche, rechts von der Kante. Aus Port Darwin, Australien. Nach W. Saville Kent aus K. Escherich.

stärksten Sonnenbestrahlung möglichst geringe Oberfläche bieten (Abb. 119).

Weit verbreitet ist die Grabfertigkeit bei den Reptilien des offenen Geländes. Die kaspische Schildkröte (*Testudo horsfieldi*) und der Waran (*Varanus niloticus*) vermögen sich selbst in den trockensten Lehm einzugraben, viele Agamen, der Skink (*Scincus officinalis*) u. a. in leichten Steppen- und Sandboden. Selbst unter den Schlangen finden sich gewandte Grabtiere, allen voran die Typhlopiden, aber auch *Eryx, Leptorhynchus, Psammophis.*

In der Reihe der Säuger stellen die Nager die zahlreichsten Grabtiere. Unter ihnen gibt es nur wenige Gruppen, denen nicht solche Erdwühler zugehörten; in allen Erdteilen finden sich diese, oft durch ähnliche Lebensweise auch körperlich ähnlich trotz entfernter Verwandtschaft. Da sind z. B. unter den Sciuromorphen die Bobaks

(*Marmotta bobac*), Präriehunde (*Cynomys*), Ziesel (*Spermophilus*), Zieselhörnchen (*Xerus*), Schipmunks (*Tamias*) und viele andere, unter den Myomorphen die große Zahl der Ratten, Wühlmäuse (Arvicoliden), Rennmäuse (*Gerbillus*, *Meriones*), der Hamster (*Cricetus*) und der Graulemming (*Lagurus*), ferner die Blindmulle (*Spalax*), die Känguruhratten (*Dipodomys* u. a.), Jerboas (*Dipus*, *Alactaga*) und Springmäuse (*Pedetes*), unter den Hystricomorphen die altweltlichen Stachelschweine (*Hystrix*) und die südamerikanischen Wühler wie Tuco-tuco (*Ctenomys*), Mara (*Dolichotis*), Viscacha (*Viscacia*), endlich unter den Lagomorphen das Kaninchen (*Lepus cuniculus*) und der Pfeifhase (*Ochotona*). Sie wohnen an geeigneten Stellen des offenen Landes in solchen Mengen beieinander, daß der Boden auf weite Strecken unterwühlt ist und dadurch die beständig einsinkenden Reitpferde ernstlich in Gefahr kommen, so in den Steppen Südafrikas durch *Pedetes* und *Xerus*[7]), in den patagonischen Ebenen durch *Ctenomys*[8]), in den mongolischen Steppen durch die Pfeifhasen[9]) oder einst auf den großen Exerzierplätzen bei Posen durch die Kaninchen[10]). Dazu kommen noch zahlreiche Säuger aus anderen Ordnungen als Höhlenbewohner im offenen Lande: in den australischen Steppen ein Beutler, das Kaninchen-Bandikut (*Peragale lagotis*) in Kolonien mit ausgedehnten Bauten[11]); Gürteltiere (z. B. *Dasypus minutus*), das Erdferkel (*Orycteropus*) und das Steppenschuppentier (*Manis temminckii*), dessen im Walde lebende Verwandte nicht graben; das Warzenschwein (*Phacochoerus*) der afrikanischen Steppen, das freilich nur die Höhlen des Erdferkels erweitert[12]), Füchse wie der Fennek (*Canis zerdo*) der afrikanischen Wüste und *Cerdocyon griseus* (= *Canis azarae*) der patagonischen Ebenen und andere kleine Raubtiere. Der durch solche Wühltätigkeit heraufgeschaffte Boden verteilt sich und bildet z. B. in der Kalahari eine Sandhaut von 0,5—1 cm Dicke[13]).

Bei den Vögeln finden wir im offenen Gelände eine große Menge Bodenbrüter, wie Lerchen, Trappen, Hühnervögel; wenn Waldinseln und Felsen fehlen, bequemen sich selbst große Raubvögel, z. B. der Kaiseradler, dazu, auf dem Boden zu nisten[14]). Der Winternot und der furchtbaren Dürre können sich ja die leichtbeschwingten Vögel durch Wanderung leicht entziehen. Um so auffälliger ist, wenn im offenen Land eine Anzahl Vögel in Bodenhöhlen brütet. Allerdings fertigen sie sich nur in seltenen Fällen die Höhlen durch eigene Arbeit; lieber benutzen sie verlassene Bauten von Nagern oder bewohnen gar gleichzeitig mit ihnen die gleiche Höhle. Eine Eule, *Speotyto cunicularia*, kann selbst Nisthöhlen im Boden anfertigen und tut dies auch z. B. in der Banda oriental Südamerikas[15]) oder in den Savannen Guianas[16]); wo sich aber Gelegenheit bietet, tritt sie zu Nagern in ein Mietsverhältnis und wird in den Prärien Nordamerikas als Mitbewohner in den Höhlen des Präriehundes (*Cynomys*), in den Pampas in denen der Viscacha gefunden. In Viscachahöhlen wohnen auch zwei andere kleine Vögel als Einmieter, der Erdkleiber (*Geositta cunicularia*), der sich in den Steilabfällen am Höhleneingang ein eigenes Brutloch baut und die Schwalbe *Attycora cyanoleuca*. Die Höhlen des Pfeifhasen benutzen in Hochtibet drei

kleine Finkenarten (*Montifringilla mandelli, ruficollis, blanfordi*)[17], in verlassenen Ziesellöchern brüten *Montifr. kansuensis* und der Steinschmätzer *Saxicola isabellina*, der in Südost-Europa und Asien verbreitet ist. In Nagerhöhlen brütet auch der Steppenhäher (*Podoces humilis*)[18].

Im offenen Lande fehlen alle jene Hindernisse, die sich im Walde den freien Bewegungen der Tiere in wagerechter Richtung entgegenstellten, Baumstämme und Unterholz, Wurzelwerk und Baumleichen, Lianen und Luftwurzeln. Daher können hier viele Tiere mit Vorteil eine große Geschicklichkeit und Ausdauer in der Bewegung entfalten und tun dies um so mehr, je weniger sie andere Schutzmittel, wie Höhlen, Farbanpassung, Durstfestigkeit u. dgl. besitzen, und um so zahlreicher, je offener das Land, je größer der Temperaturwechsel vom Sommer zum Winter und je spärlicher die Wasserstellen sind. Durch ihre Geschwindigkeit sind sie instand gesetzt, ihren Feinden zu entfliehen, täglich die große Entfernung zu den Wasserstellen zurückzulegen und sich durch Wanderungen der Sommerdürre oder dem Winterfrost zu entziehen. Zwar kommen auch im offenen Gelände Tiere mit trägen Bewegungen vor, wie Schildkröten, Erdferkel, Gürteltier; aber sie besitzen dann besondere Anpassungen, die ihnen schnelle Ortsbewegung entbehrlich machen und von denen zum Teil schon die Rede war.

Das häufige Vorkommen schnellbeweglicher Tiere im offenen Gelände fällt schon bei den Reptilien auf. Die Eidechsen der Steppengebiete sind zum großen Teil schlank, sehr lebhaft und beweglich, wie die *Eremias*-Arten u. a. Auch die Schlangen solcher Gebiete sind meist lang und dadurch für schnelles Kriechen geeignet; Wüstenschlangen z. B. besitzen gewöhnlich eine große Zahl von Bauchschienen (200 und mehr), die ihnen ja bei der Fortbewegung gleichsam wie Gliedmaßen dienen[19].

Bei den Vögeln des offenen Landes, z. B. den Lerchen und vielen Hühnervögeln, ist die Laufbewegung am Boden viel wichtiger als bei den Waldbewohnern, und gleichzeitig sind ausgezeichnete Flieger, wie Schwalben, Segler, Flug- und Wüstenhühner (Pteroclidae), vorhanden. Zwar ist schon der Flug an sich geeignet, dem Vogel gegen seine Feinde, insbesondere gegen solche aus den Reihen der Säuger, Sicherheit zu bieten. Trotzdem aber hat hier gerade auch die Schnelligkeit im Lauf eine hohe Ausbildung erfahren, sogar nicht selten auf Kosten der Fluggewandtheit, wie bei den Trappen, den Tinamus und den Ratiten. Echte Laufvögel findet man höchst selten im Walde, wie etwa Kasuar und Kiwi (*Apteryx*); im allgemeinen bevorzugen sie das offene Land. Dort leben die Mehrzahl der Ratiten, Emu (*Dromaeus*), Nandu (*Rhea*) und Strauß (*Struthio*), konvergent umgestaltet durch Rückbildung der Flügel, Stärkung der Hintergliedmaßen, Reduktion der Zehenzahl, Länge des Halses und Lockerung des Gefieders[20]); dort leben die eigenartigen Steißhühner (*Tinamus*, *Crypturus*) Südamerikas, die weitverbreiteten Trappen, ebenso wie viele Rebhühner (Perdicidae) und Rennvögel (Glareolinae); von den Raubvögeln schließt sich der

langbeinige Sekretär (*Serpentarius*) den Laufvögeln an; der Wüstenhäher (*Podoces*) Hochasiens macht bei einer Gesamtlänge von 25 cm Schritte bis 70 cm Länge[21]).

Am größten ist die Zahl der Lauftiere unter den Säugern; auch für sie ist die eigentliche Heimat das offene Land. Das gilt uneingeschränkt für die vorzüglichsten Läufer, die Einhufer (Pferde, Esel, Zebras), und unter den übrigen Huftieren für die langbeinigen Formen mit ausgiebig förderndem Schritt, wie Elefant, Kamel und Giraffe, die alle zu den Schnelläufern zählen. Auch die Mehrzahl der Antilopen, und unter ihnen gerade die besten Läufer, bewohnen das offene Gelände. Viele Raubtiere des offenen Landes sind hochbeinig und dadurch zu schnellem Laufen geeignet, vor allem die Wolfartigen (der dem Wolf verwandte Eskimohund macht 4 m/sec., englische Hetzhunde 18 m/sec.), der Hyänenhund (*Lycaon*) und die hochbeinigen Katzen wie Serval (*Felis serval*), Karakal (*Lynx caracal*) und Gepard (*Acinonyx*).

Besonders kennzeichnend aber sind für das offene Land mit seiner unbeschränkten Bewegungsmöglichkeit die hüpfenden, sich mit den langen Hinterbeinen fortschnellenden Säuger. So sind in dem waldarmen Australien Känguruhs (4 Gattungen mit über 30 Arten), Känguruhratten und Beutelspringmäuse in großer Artenzahl vorhanden, dagegen in dem tropisch-feuchten, dichtbewaldeten Neu-Guinea nur wenige typische Känguruhs neben einigen, dem Baumleben angepaßten Känguruhformen (*Dendrolagus*, *Dorcopsis*), deren Schwerfälligkeit gerade zeigt, wie sehr solche Hüpfer ins offene Gelände gehören[22]). Keinem Erdteile aber fehlen im offenen Lande hüpfende Nager, die sich aus verschiedenen Gruppen konvergent der bipeden Bewegungsart angepaßt haben, unter gewaltiger Entwicklung der Hintergliedmaßen und des Schwanzes bei Rückbildung der Vordergliedmaßen. In die Reihe der Hystricomorphen gehören die Pedetinae mit dem südafrikanischen Springhasen (*Pedetes*); unter den Myomorphen haben sich die Zerboaratten Australiens (*Conilurus*), die altweltlichen Dipodinae (*Jaculus*, *Alactaga*), die nordamerikanischen Zapodinae (*Zapus*) und Heteromyidae (*Dipodomys*, *Perodipus*) dieser Bewegungsart angepaßt. In Südamerika aber, wo das offene Land sehr eingeschränkt ist, fehlen hüpfende Nager, und nur nach Hasenart gestaltete Läufer wie das Viscacha, mit langen Hinterläufen bei gut entwickelten Vorderbeinen, kommen hier vor. Welcher Art freilich der Vorteil ist, den die kleineren unter den Hüpfern von dieser Bewegung haben, die bei den geringen Ausmaßen der Tiere doch nicht sehr fördert, läßt sich schwer sagen. Spencer[23]) meint, daß das beständige Wechseln der Richtung, ihre Zickzackbewegung, sie vor dem Stoß der Raubvögel sichert.

Für die Orientierung ist im offenen Lande das Gesicht neben dem Geruch von großer Bedeutung, und wir finden hier selbst unter den Säugern Formen, die sehr scharf äugen, z. B. die Giraffe. Aber auch andere Arten halten Umschau: viele Nager setzen sich zum Herumblicken auf die Hinterbeine, „machen ein Männchen", wie der Hase, der Bobak, *Cynomys*, und ähnlich tut es das Känguruh. Immerhin bleibt für Säuger auch hier der Geruchssinn das wichtigste Orientierungsmittel.

Auch der Schall hat im offenen Gelände weniger Hindernisse als im Wald, verbreitet sich weiter, wird nicht abgelenkt und dient zur Orientierung der Tiere, die oft durch Töne und Pfiffe Warnungszeichen geben. Vögel und Säuger sind hier im allgemeinen sehr schweigsam, um so mehr, als sie untereinander durch Sicht Verbindung halten können; so lärmende Gesellschaften wie die Affenherden oder die Papageienflüge im Walde findet man im offenen Gelände nicht.

Besonders auffällig ist es, wie häufig sich im offenen Gelände Tiere zu Herden oder Gesellschaften zusammenschließen, weit allgemeiner als das im Walde ist, wo ja auch solche Vergesellschaftung nicht fehlt (Affen, Papageien, Meisen). Gerade die beiden Hauptgruppen von Säugern des offenen Landes, die wühlenden Nager und die Huftiere, kommen fast alle in größeren Gemeinschaften vor. Die Nager der gleichen Art haben ihre Baue dicht beieinander, oft auf weite Strecken hin. Einhufer, Rinder (Bison, Yak), Antilopen, Guanakos, Elefanten kommen in Herden vor. Von den Antilopen mischen sich gar nicht selten verschiedene Arten in einer Herde, und zu ihnen gesellen sich Zebra, Quagga oder Dauw, ebenso wie der Kulan (*Equus hemionus*) in Hochasien gemeinsam mit verschiedenen Wildschafen, der Tibetantilope und dem Yak, in den Tiefebenen mit Kropf- und Saiga-Antilope weidet. Mit solchen Herden von Huftieren sind oft auch Strauße vereinigt, ebenso wie sich in Patagonien Guanakos und Nandu (*Rhea*) zusammenschließen. Nur das Nashorn tritt stets nur paarweise auf. Auch die Känguruhs sind Herdentiere. Selbst manche Raubtiere, die ja sonst Einsiedler sind, schließen sich im offenen Lande zu Rudeln zusammen, wie Wölfe, Schakale und Hyänenhunde; ja zuweilen gehen selbst die Löwen in größerer Zahl gemeinsam auf die Jagd. Auch unter den Vögeln des offenen Landes sind Herdenbildungen nicht selten, wie beim Emu, Nandu und Strauß, bei den Trappen, bei den Steppenhühnern und Rebhühnern. Das Namakwafeldhuhn (*Pteroclurus namaqua*) lebt im Sandfeld der Kalahari zwar verstreut, aber beim Flug zur Tränke scharen sich die Artgenossen zusammen, so daß sie in oft ungeheuren Schwärmen (60000 Stück!) an den Wasserstellen einfallen[24]. Es nimmt sich aus wie eine Gegenwirkung gegenüber der unbeschränkten Weite des Wohngebiets. Aber eine befriedigende Erklärung dafür fehlt noch.

Das offene Gelände tritt uns in verschiedenen Erscheinungsformen entgegen, als Grasland, Steppen und Wüsten, Tundra und Eiswüste, wovon die beiden letzten, ihrer abweichenden Eigenart wegen, eine gesonderte Besprechung erfahren sollen. Grasland, Steppe und Wüste aber sind durch unmerkliche Übergänge miteinander verbunden und liegen oft in enger Nachbarschaft nebeneinander; Grasland einerseits, Wüste andererseits kann man als gegensätzliche Extreme in der Weiterbildung der Steppe betrachten. Es sind ungemein vielgestaltige Landschaften, die hier zusammengefaßt werden. „Humboldt macht in seinen „Ansichten der Natur“ wiederholt Bemerkungen über den Gegensatz zwischen den Steppen der Tartarei und den Llanos des Orinoko. Jene, in der gemäßigten Zone, sind heiter, mit den glänzendsten Blumen geziert, während diese, in den Tropen, wenig mehr als Gras und Seggen

und unbedeutend blühende Pflanzen hervorbringen. Darwin erwähnt den Glanz der Blumen, die die Ebenen von Montevideo schmücken, die kaum einen Vergleich erlauben mit den Campos des tropischen Brasilien, wo, von einigen Ausnahmen abgesehen, der Boden braun und unfruchtbar ist. Die ungezählten schönen Geranien und Heiden des Kaps hören auf, wenn man in die Tropen kommt, und es wird nichts berichtet von Pflanzen, die ebenso überraschend und glänzend ihre Stelle vertreten" [25]). Diese Gegensätze werden aber erheblich gemildert, wenn man die verschiedenen Gebiete zur Zeit der Dürre vergleicht, wenn unter den glühenden Strahlen der Sonne mangels jeder Anfeuchtung durch Regen oder Tau alles Pflanzenleben erstorben, verwelkt, verdorrt ist. Dies extreme Verhalten der Temperatur- und Niederschlagsverhältnisse ist das Gemeinsame, was diesen Formationen des offenen Geländes das einheitliche Gepräge verleiht, trotz ihrer verschiedenen Erscheinungsform.

Die Menge der vorhandenen Feuchtigkeit und die Dauer der Dürre ist neben der Beschaffenheit des Bodens für die Zusammensetzung der Pflanzenwelt ausschlaggebend. Man kann danach subxerophile und xerophile Gebiete unterscheiden, jene mit reichlicherer, diese mit sehr geringer Feuchtigkeit.

Die subxerophilen Gebietsteile des offenen Geländes stellen sich als Grasland dar. Dahin gehören hauptsächlich die Savannen der Tropen. Ein Gürtel dicht mit hohem Gras bewachsenen Landes zieht sich durch die Gleicherländer der Alten und Neuen Welt, dort wo der Wald aussetzt: die Savannen des tropischen Afrika, die Graswildnisse des indo-malayischen Archipels, die Llanos des Orinokogebiets und die Campos Amazoniens. Auch hier sind Abstufungen vorhanden und Übergänge zu xerophilen Formationen; so liegen dicht bei den Llanos bajos mit ihrem üppigen Graswuchs die mehr xerophilen Llanos altos, und in Südafrika vermittelt das Sauerveld den Übergang zu dem steppenartigen Süßveld.

Die xerophilen Gebiete des offenen Geländes können im allgemeinen als Steppen zusammengefaßt werden, in dem Sinne, wie der Geograph dieses vielumfassende Wort braucht, für ausgedehnte Trockengebiete mit lockerer Vegetation, in denen jährlich eine längere oder kürzere Regenperiode eintritt. Wo diese Regenperiode unregelmäßig ist und der Regen selbst ganz ausbleiben kann, da haben wir Wüsten, die sich den Steppen eng anschließen. Durch Subtropen und gemäßigte Zone zieht sich in der nördlichen und südlichen Halbkugel je ein ausgedehnter, mehr oder weniger zusammenhängender Steppengürtel um die Erde herum. Der nördliche Steppengürtel umfaßt die Hochsteppen Innerasiens und die Steppen Südwestasiens, die sich einerseits in das südliche Rußland fortsetzen und in der ungarischen Pußta auslaufen, andererseits durch Kleinasien und Syrien mit den Steppen an der Südküste des Mittelmeers in Verbindung stehen; in Nordamerika gehört dazu das gewaltige Gebiet, das die Prärien, die großen Ebenen und das große Becken (Great Basin) einnehmen. Auf der Südhalbkugel ist Südafrika vom Kap bis zu den Kongo-Savannen, von der Ost- bis

zur Westküste in seiner weitaus größten Erstreckung Steppe, ebenso weite Gebiete Australiens, von dem westlichen Abfall der Randgebirge bis zur Westküste, und in Südamerika schließen sich die Pampas von Argentinien und Patagonien an, die vom Fuß der Anden bis zum Atlantik reichen. — In diese Steppengürtel eingesprengt liegen als extreme Bildungen mit einem Mindestmaß von Niederschlägen und Pflanzenwuchs die Wüsten. Die südmediterranen Steppen gehen südwärts durch die Vorwüste in die Sahara über, die nach Osten durch die libysche und arabische Wüste eine Fortsetzung findet; daran schließen sich die Wüstengebiete Turkmeniens, und in Hochasien folgt die Gobi; in Nordamerika sind wüste Gebiete in Californien und im Great Basin (Arizona) vorhanden. Südlich vom Äquator ist es in Südafrika die Kalahari, in Australien Gebietsteile im Innern, und in Südamerika ein schmaler Streifen zwischen Anden und Pazifik in Chile, die den Wüstentypus vertreten.

Die Vielgestaltigkeit ist bei den Steppen noch viel größer als bei dem Grasland. Sie finden sich unter subtropischem wie unter gemäßigtem Klima, im Tiefland wie im Hochland. Der Bewuchs erreicht nicht die Üppigkeit wie in den Grasmassen der Savannen; von kniehohem Gras bis zu einer niederen Grasnarbe, die noch dazu durch mehr oder weniger große Strecken nackten Bodens unterbrochen sein kann, sind alle Abstufungen vorhanden. Neben dem Gras finden sich vielfach blumentragende Pflanzen, wie Zwiebelgewächse, Mohn, Disteln, Beifuß (*Artemisia*), die bei weitem vorherrschen können. Wo solche Blütenpflanzen fehlen, vermißt man natürlich auch ihre Kostgänger, die Pollenfresser und Nektarsauger, wie Bienen, Tagfalter, Schwärmer und Eulen. In vielen Steppengebieten, z. B. in den südafrikanischen oder den innerasiatischen Steppen oder in den argentinischen Pampas gibt es Strecken, wo der Boden reich an Kochsalz ist und einen spärlichen Bewuchs von Salzpflanzen trägt, wie *Suada monoica* in Teilen der ostafrikanischen Steppe, den Saxaul (*Ammodendron*) u. a. auf den hochasiatischen Steppen: das ist die Salzsteppe.

Nach der Dichte des Bewuchses richtet sich die Fülle des Tierlebens. Gras und Kräuter, und zwar in allen Altersstufen, den eben gesproßten jungen Blättchen, den reifen erhärteten Stengeln und den durch Sonnenglut gedörrten starren, oft stachligen Resten bilden die Grundnahrung für die Tiere des trockenen offenen Geländes; Stengel, Blätter, Samen und Früchte, Wurzeln und Knollen, alle Teile dienen Tieren als Nahrung. Aber zu ihrer Verarbeitung sind kräftige Kauwerkzeuge nötig; mit solchen sind denn auch die Bewohner der Gras- und Krautflur ausgerüstet. Die Heuschrecken, überwiegend Acridier, und die Termiten besitzen gewaltige, leistungsfähige Vorderkiefer. Viele Nager und die Huftiere unter den Säugern haben mächtige Backenzähne mit breiten Kronen, deren Mahlflächen durch harte, dichtstehende Schmelzleisten gerauht und nicht selten feilenartig gestaltet sind; zuweilen, z. B. bei den Hasen (Abb. 120) und Pferden, sind diese Backenzähne noch durch lange fortdauerndes Längenwachstum für eine starke Abnutzung eingerichtet. Die körnerfressenden Vögel, wie

Flug- und Steppenhühner und Webervögel, bewältigen diese harte Nahrung durch ihren sehr muskelstarken Kaumagen. Diese Gras- und Körnerfresser bilden den Grundstock der Tierbevölkerung in der Steppe; an sie schließen sich als ihre Kostgänger die übrigen Bewohner an: allerlei Raubinsekten, Mistkäfer, Termiten- und Ameisenfresser aus allen Klassen der Luftwirbeltiere, und dann das große Heer der Raubvögel und Raubsäuger, die ihre Beute aus der Reihe der übrigen holen. Eine unerschöpfliche Nahrungsquelle sind vor allem die Nager; manche Raubvögel leben fast ganz von solchen, wie Bussard (*Buteo buteo*), Sumpfohreule (*Asio accipitrinus*) und viele andere, und auch die Raubsäuger sind vielfach auf sie angewiesen.

Meist sind die Steppen völlig baumlos. Stellenweise aber kommt in ihnen ein verstreuter Baumwuchs vor; er trägt verschiedenen Charakter. So unterscheidet Volkens am Kilimandscharo Obstbaumsteppe und Akaziensteppe, denen sich die Buschsteppe anschließt; auch die Hochcampos Amazoniens sind mit Obstplantagen vergleichbar. Mit



Abb. 120. Hasenschädel, bei dem infolge mangelnder Abnutzung die Backenzähne lang herausgewachsen sind. Original in der zoologischen Sammlung der Landwirtschaftlichen Hochschule in Berlin.

den Bäumen kommen auch Baumtiere in die Steppe, ein Bestandteil, der der Fauna des offenen Geländes eigentlich fremd ist. Baumbrütende Vögel, die in der Steppe reichlich Nahrung finden, nisten in Menge in solchen Bäumen, z. B. Webervögel und andere Körnerfresser in der mittelafrikanischen Steppe, Dendrocolaptiden mit ihren riesigen Nestern in den patagonischen Pampas[26]), Adler, Falken, Saatkrähen u. a. dichtgedrängt in den Waldinseln der sibirischen Steppe[27]). In den Campos cobertos Amazoniens ist die Zahl der Baumvögel groß: reichlich Tyrannen, Mengen von Kolibris, Papageien, Spechte, auch Raubvögel[28]). Von Baumsäugern sind es besonders Affen, die den Bäumen in die Steppe folgen und nur für die Nacht an die Bäume gebunden sind, so in der mittelafrikanischen Steppe die Paviane (*Papio anubis*, *P. cynocephalus*), in den Campos des mittleren Brasilien der Pampasaffe (*Hapale penicillata*[29]). Als Schattenbäume werden die in die Steppe eingesprengten Bäume von vielen Säugern aufgesucht, die unter ihnen Mittagsruhe halten.

Für die Zusammensetzung und das Verhalten der Tierbevölkerung in Grasland und Steppe sind in der Hauptsache nicht die Verschieden-

heiten während der guten Jahreszeit von ausschlaggebender Bedeutung, sondern die verschiedenen Lebensbedingungen während des Pessimums; ob ein „Trockenwinter“ oder ein „Schneewinter“ vorhanden ist, das macht einen wesentlichen Unterschied für die Tierwelt. Die tropischen und subtropischen Grasländer und Steppen haben einen Trockenwinter, die der nördlichen gemäßigten Zone dagegen einen Schneewinter.

Die trockene Jahreszeit bewirkt überall in Grasland und Steppe eine Verminderung des Lebens; Sonnenglut wirkt ebenso vernichtend wie Frost. Viele Insekten und Reptilien, alle Schnecken und Amphibien liegen im Trockenschlaf; ja selbst manche Säuger überdauern auf diese Weise die ungünstige Jahreszeit, z. B. das Erdferkel. Aber das Tierleben ist meist nicht ganz erstorben. Termiten und Ameisen trotzen der Hitze und Trockenheit; vielleicht finden sie in der Tiefe ihrer unterirdischen Bauten noch etwas Bodenfeuchtigkeit[30]. Auch andere Insekten sind wohl unter Steinen zu finden; es finden sich wohl auch einige Heuschrecken unter trockenem Gestrüpp, ärmlich in Größe und Farbe. Auch Spinnen sind unterwegs. Reptilien bleiben in einer Anzahl von Arten lebhaft. Die Zahl der Vögel ist zwar vermindert, aber sie sind nicht ganz verschwunden; noch mehr gilt das von den Säugern. Nahrungsvorräte sind ja genug vorhanden: „auf der Steppe wächst Heu“ (Waibel)[31]. Die dürren Grasmassen, vor allem ihre Samen, enthalten eine Menge von Nährstoffen.

Die Hauptfrage für Vögel und Säuger ist die Wasserversorgung. Sukkulente Pflanzen und saftreiche Früchte können hier und da das Flüssigkeitsbedürfnis befriedigen. In den Llanos dient *Cactus melocactus* den Maultieren zum Löschen des Durstes, nachdem sie mit den Hufen die Stacheln weggeschlagen haben[32]. In den südafrikanischen Steppen leben große Herden von Antilopen und Zebras von Melonen (*Citrullus coffer*), die gerade zu Beginn der Trockenzeit saftig und grün sind; später scharren sie saftige Knollen aus dem Boden[33]. Elefanten und Kudus (*Strepsiceros*) kauen mit Vorliebe die wasserhaltigen Sansevien aus, um zu Wasser zu kommen[34]. Im übrigen sammeln sich die Säuger um die Wasserstellen, an ausdauernden Quellen, an noch nicht vertrockneten Lachen, Resten von Teichen und Seen, in Südafrika um die „Pfannen“, viele auch an Brackwasserstellen. In dem regenlosen Frühjahr 1887 traf z. B. A. Walter[35] die *Antilope subgutturosa* in unzählbaren Mengen um den Brunnen Adam-ilen an der Afghanengrenze. Je spärlicher die Wasserstellen, um so größer sind die Ansammlungen der Tiere. Sie halten sich zum Teil in nächster Umgebung, andere im weiteren Umkreis. Affen gehen nie weiter als 4—6 km vom Wasser; ebenso halten sich Nashorn, Wasserbock (*Cobus*) und Riedbock (*Cervicapra*) in Wassernähe; in der australischen Steppe sind die kleinen Finken *Taeniopygia castanotis* ein Zeichen, daß Wasser in der Nähe ist. Der Elefant dagegen entfernt sich bis 30 km und mehr vom Wasser, und das Namakwafeldhuhn kann 175 km von jedem Wasser entfernt sein. An einer solchen Wasserstelle ist dann ein erstaunlicher Verkehr, ein ununterbrochenes Kommen und Gehen von Tieren, die ihren Durst stillen wollen: in der Dämmerung und am Tag hauptsächlich Vögel,

manche, wie in Südafrika Steppenhühner, Tauben und Wachteln, in Flügen, die die Sonne verdunkeln; die Säuger kommen vorzugsweise bei Nacht, Pflanzenfresser und Raubtiere, einzeln, in Trupps, in Herden[36]. Selbst wasserreiche Quellbecken mit reichlichem Zufluß können in der Nacht rein ausgetrunken sein[37].

Wenn aber auch die Quellen versiegen und die letzten Lachen in der Steppe vertrocknen, dann tritt schlimme Zeit ein für die Säuger; dann müssen sie wandern und neue Wohnstätten suchen, die ihnen günstigere Bedingungen bieten. Die Haustiere sind in der gleichen Lage, und ihnen müssen ihre Besitzer folgen, die damit zu Wanderhirten werden. Die Wanderungen der Steppensäuger spielen sich für gewöhnlich in bestimmter Regelmäßigkeit ab; solche Wanderungen führen die Zebras, die Antilopen, die Strauße aus, und ihnen folgen die Raubtiere, Löwe, Leopard, Hyänenhund. Berühmt durch die gewaltige Menge sind die wandernden Heere der Springböcke (*Antidorcas marsupialis*) in Südafrika, deren Zahl auf über 40000[38], ja auf 60000 bis 80000 Köpfe[39] geschätzt wird. Zuweilen aber, in besonders regenarmen Jahren, treten solche Wanderungen zu ungewohnter Zeit als gewaltige Katastrophen auf; dann kommen, wie im Winter 1863 in Südafrika, die Tiere (*Cephalolophus mergens*), von Hunger und Durst getrieben, bis in die Nähe der menschlichen Wohnungen, ja selbst bis in die Dörfer und gehen schließlich zu Tausenden zugrunde[40]. — Auch bei den Vögeln kommen, innerhalb der Tropen, regelmäßige Wanderungen vor; so kennt man eine Anzahl afrikanischer Vogelarten, die um die Regenzeit nach Ostsudan kommen, um dort zu brüten[41], oder der Honigvogel *Nectarinia famosa* lebt vom Dezember bis April in der Karoo, sonst in den Gebieten von Knysma und East London[42].

Mit dem Eintreten der ersten Regen ist die Not des Trockenwinters gebrochen. In erstaunlich kurzer Zeit sprießt das Gras auf, die Bäume begrünen sich und blühen. Da verändert sich auch das Tierleben an vielen Stellen wie mit einem Schlage. Das Wild, das um die Wasserstellen versammelt war, zerstreut sich weithin über die Steppe; mit feiner Witterung hat es fernen Regen gespürt und zieht ihm nach. An Stellen, wo man wenige Wochen zuvor Unmengen von Antilopen, Elefanten und Zebras auf der südafrikanischen Steppe fand, sind sie verschwunden; die großen Heere haben sich geteilt in Rudel, in Familien.

Die Trockenschläfer kommen heraus. Überall hört man das Quaken der Frösche, von denen man zuvor keine Spur bemerken konnte. Schnell erfolgt die Eiablage im frisch entstandenen Tümpel. Überraschend bald schlüpfen die Kaulquappen aus und wachsen unter günstigen Bedingungen mit wunderbarer Schnelligkeit heran; denn das Wasser ist warm und bietet ihnen reiche Nahrung, es wimmelt von Krebschen, besonders Phyllopoden und enthält zahlreiche Insektenlarven. Freilich sind auch zahlreiche Feinde erstanden: gefräßige Wasserkäfer finden in den Kaulquappen willkommene Beute, und verschiedene Wasservögel stellen ihnen nach, die wie durch Zauber erscheinen, sobald der Regen fällt. Was übrig bleibt von den Frosch-

larven, ist in erstaunlich kurzer Zeit zur Metamorphose reif und kann, wenn die kurze Regenzeit zu Ende geht, sich als Fröschchen in den Schlamm vergraben zu langem Trockenschlaf[42a]).

Die geflügelten Geschlechtstiere der Termiten und Ameisen steigen in Wolken aus den Bauten dieser Insekten auf. Käfer kommen hervor, besonders Scarabaeiden und die in Steppen so zahlreichen Tenebrioniden. Schmetterlinge schlüpfen aus den bereitliegenden Puppen und treten in Flügen auf. Bald auch sind Schnaken und Fliegen da, deren Larven sich im Wasser entwickeln. Die Heuschrecken (Acridier) schlüpfen in Mengen aus ihren Eiern, die in den Boden abgelegt waren und dort unter Umständen mehrere Jahre überliegen können, bis die für die Entwicklung notwendige Feuchtigkeit vorhanden ist[43]). Ein buntes Gewimmel fliegender Insekten, von Hymenopteren, Käfern, Dipteren, sammelt sich um blühende Bäume, etwa die Mimosen in Südafrika. Je kürzer die Dauer der Regenzeit ist, um so mehr drängt sich die Hauptentwicklung des Insektenlebens zusammen und erscheint in einer Intensität, wie sie in gemäßigten Breiten unbekannt ist. Auch an den einzelnen Arten zeigt sich das: eine bestimmte auffällige Käferart kann plötzlich in Unmenge auftreten, um nach wenigen Tagen zu verschwinden und von einer anderen abgelöst zu werden[44]); Passarge[45]) berichtet aus der Kalahari von einem ungemein dichten Schwarm von Schildwanzen, der zeitlich und örtlich beschränkt auftrat, und von einem großen Schwarm von Stechfliegen, der um 9 Uhr morgens erschien und mit Sonnenuntergang verschwunden war. — Auch Schnecken erwachen durch das wohltätige Naß und kommen aus dem Boden hervor.

Anders ist es in den Steppen mit Schneewinter, wie sie in der nördlichen gemäßigten Zone, also in Südosteuropa und Mittelasien und in Nordamerika vorhanden sind. Hier wird im Winter das verdorrte Gras vom Schnee bedeckt und verfault. Alle Schnecken, Insekten und Spinnentiere, alle Amphibien und Reptilien und die kleinen Säuger treten in Winterschlaf ein. Manche Höhlennager freilich bleiben wach und zehren von ihren zusammengetragenen Nahrungsvorräten; Ziesel (*Citellus*) und Hamster (*Cricetus*) in Eurasien, die *Ochotona*- und *Aplodontia*-Arten in Nordamerika besitzen Körnervorräte, die Pfeifhasen der asiatischen Steppen (*Ochotona dauricus*) haben Heuschober bis zu 10 kg in der Nähe ihrer Wohnungen gespeichert. Die Vögel, die meist Sommergäste waren, sind mit Eintritt des Winters verschwunden; aber in Gegenden der Gobi, wo wenig oder kein Schnee liegt, können Lerchen und Ammern (*Melanocorypha mongolica*, *Otocoris albigula*, *Plectrophanes lapponica*) bei genügender Nahrung (besonders Grassamen von *Lasiagrostis*) trotz einer Kälte von —37° überwintern[46]). Die großen Säuger sind der Kälte weniger ausgesetzt; sie haben eine verhältnismäßig kleine Oberfläche und können dank ihrer Stärke den gewaltig dicken Winterpelz tragen, der die Ausstrahlung hindert. Sie fressen Zweigspitzen und dürre Blätter, und scharren dürres Gras, Flechten und Moos unter dem Schnee vor. Der Bison der nordamerikanischen Prärien, die Yaks und Wildkamele Hochtibets trotzen dem Winter. Immerhin sind viele genötigt, ihren Aufenthalt zu ändern,

zu wandern. Kropfantilopen (*Antilope gutturosa*) und Kulan (*Equus hemionus*) verlassen die winterliche Gobi, nicht wegen der Schneemenge, sondern weil dort alles Wasser zugefroren ist; nicht die Kälte, sondern der Durst zwingt sie dazu. Die Gabelantilope (*Antilocapra*) der nordamerikanischen Prärien wandert zu Stellen, wo die Äsung gut ist, oft viele Hunderte von Kilometern weit, um dort in großen Scharen zu überwintern; die offene Ebene wird ihnen wohl auch durch die Schneestürme unbewohnbar gemacht. Auch der Bison wandert eine Strecke weit südwärts, ohne aber damit aus dem Bereich des Schneewinters zu kommen; im Laufe zahlloser Jahre haben die Tiere stets die gleichen Wechsel benutzt und stellenweise diese „Büffelpfade" so tief ausgetreten, daß sie fast ganz darin verschwinden. In endlosen Massen wandern sie; „in Rotten, in Haufen, in Herden, in Heeren donnern die schwarzen zottigen Tiere daher — Tausende auf Tausende, Zehntausende auf Zehntausende, eine unzählbare Masse" (Dixon). Sie suchen dabei wohl Steppen auf, wo sie vor den Blizzards geschützt sind; die überaus großen Massen von Schädeln und anderen Resten von Bisons, die man hie und da in Nord-Colorado und Wyoming findet, werden als Reste von Herden aufgefaßt, die in Blizzards erstickt sind[47]. Jetzt freilich sind sie bis auf unbedeutende Reste vom Menschen ausgerottet.

Auf den Schneewinter folgt in der Steppe ein langsames Erwachen, bei der Tierwelt wie bei der Pflanzenwelt, anders als in der Steppe mit Trockenwinter. Die Temperatur nimmt langsam zu; die letzten Schneereste schwinden ganz allmählich; nur langsam erwärmt sich der Boden, sprießt Gras und Kraut, erwachen die Winterschläfer, entwickeln sich die Insekten, kehren die Wandersäuger und Zugvögel zurück.

Wenn wir die Bewohnerschaft der Steppen vergleichend überblicken, so fällt es auf, daß in kleinen Steppengebieten, wie etwa den spanischen Steppen, eigne Tierformen fehlen, obschon bei ihnen eine Menge eigner Pflanzenformen ausgebildet ist. Die Bewohner sind Arten des umliegenden Landes, denen das Leben in der Steppe noch möglich ist, und die Steppe ist dann nur durch die Auswahl der Tiere und das massenhafte Auftreten einzelner, auch in der Nachbarschaft verbreiteter Arten gekennzeichnet[48]. Nur wo größere Steppengebiete in der Nähe sind, geschieht von dort her eine Einwanderung typischer Steppentiere; in die Pußten Ungarns z. B. sind aus den südrussischen Steppen eine Anzahl Nagerarten (*Citellus*, *Spalax*) eingewandert.

Im übrigen zeigt die Fauna des trockenen offenen Geländes etwa folgende Zusammensetzung.

Wassertiere sind um so spärlicher, je vergänglicher die Gewässer sind. Formen mit kurzer Entwicklungsdauer und widerstandsfähigen Dauerzuständen sind am häufigsten. So fällt die große Zahl der Phyllopodenarten in der Steppe auf. Aus Australien mit seinen ausgedehnten Trockengebieten sind viel mehr Arten dieser Krebschen bekannt (35) als aus dem um ein Viertel größeren und gut durchforschten Europa (24); auf Australien und Afrika zusammen kommt

fast die Hälfte aller bekannten Phyllopodenarten (88 von 184)[49]. Nicht selten kommen im gleichen Tümpel eine Anzahl Gattungen nebeneinander vor, z. B. *Limnadopsis*, *Limnetis* und *Estheria*[50], und je kleiner die Arten sind, um so häufiger sind sie, denn um so kürzer ist ihre Entwicklungsdauer. Daneben finden sich Wasserinsekten und Insektenlarven, wie Schwimmkäfer, Wasserwanzen und besonders Schnakenlarven.

Von Feuchtlufttieren können nur wenige im trockenen offenen Lande aushalten; in abnehmender Artenzahl kommen sie vom Grasland zur Wüste vor. Die Schneckenfauna der Steppen ist im allgemeinen arm an Arten; stets sind es solche Arten, die eine lange Trockenruhe aushalten, ja unter Umständen länger als ein Jahr in Trockenstarre liegen können (vgl. S. 419). Innerhalb derselben Art kann diese Fähigkeit je nach dem Fundort wechseln; *Helix lactea* aus der Sahara kann aus mehrjährigem Trockenschlafe wieder erwachen; Stücke der gleichen Art aus Madeira sind nach ebensovielen Monaten tot[51]. Die Llanos von Venezuela sind verhältnismäßig reich an Schnecken[52]; in den nordamerikanischen Prärien dagegen sind sie im allgemeinen auf die baumbewachsenen Flußufer beschränkt[53]; die Pampas sind fast molluskenleer[54], und in Mittelaustralien sind Schnecken sehr selten. Alle diese Schnecken haben hellgefärbte, weißliche, ziemlich dickwandige Gehäuse; je kräftiger die Schale, um so mehr Trockenheit kann die Schnecke vertragen. Wüstenstücke weitverbreiteter Schneckenarten, wie *Helix pomatia*, *H. pisana*, *H. niciensis*, *Leucochroa candidissima*, sind viel dicker als der Typ und neigen zum Verlust der Farbbänder. Wüstenschnecken aus allen Teilen der Welt (Nordafrika, Arabien, Mittelasien, Westamerika) sind darin gleich[55].

Die Amphibien sind im trockenen offenen Gelände vor allem deshalb so selten, weil sie für ihre Brut auf Wasser angewiesen sind. Bei der Kürze der Regenzeit muß ihre Entwicklung außerordentlich beschleunigt sein. Gleich beim ersten Frühjahrsregen kommen sie heraus und schreiten sofort zur Laichablage; Wachstum und Metamorphose verlaufen überaus schnell, und die jungen Fröschchen bergen sich wie die alten während der Trockenzeit im Boden. Die Batrachier der Steppe verfügen alle über eine große Grabfähigkeit. Während der kurzen Zeit der Feuchte müssen sie auf Vorrat fressen. Manche australischen Frösche (*Cheiroleptes*, *Heleioporus*) nehmen auch einen Wasservorrat mit in ihr Trockenquartier im Boden; sie sind aufgetrieben wie eine Zitrone, und die Untersuchung zeigt, daß ihre Harnblase mit reinem Wasser prall gefüllt ist[56]. Die Eingeborenen wissen diese Frösche in ihrem Schlupfwinkel aufzufinden und benutzen dies Wasser in Durstnöten.

Der überwiegenden Mehrzahl nach sind es Trockenlufttiere, die das wasserarme offene Gelände bewohnen.

In ungeheurer Menge finden sich Insekten. Selbst in der dürren Zeit fehlen sie in Grasland und Steppe nicht ganz, wenn auch ihre Zahl dann sehr abgenommen hat. Es sind dann drei Gruppen, die sich noch bemerkbar machen, die Heuschrecken, die Ameisen und,

in den tropischen und subtropischen Gebieten, die Termiten. In ungeheurer Zahl treten sie zeitweise auf und haben nicht nur auf die Gestaltung des Lebens in der Steppe, indem sie die Grundlage für die Existenz vieler Tiere bilden, sondern auch auf das Gesamtbild der Landschaft einen wesentlichen Einfluß.

Kein Gebiet ist reicher an Heuschrecken als die Grasflur, und davon sind wieder die Mehrzahl Acridier; in Tripolis und Barka waren von 72 Orthopteren-Arten 34 Acridier[57]), in Transvaal von 66 Orthopteren 42 Acridier[58]). Manche Sippen sind wiederum besonders arten- und stückreich vertreten. In Myriaden von Stücken beleben Wanderheuschrecken die Steppengebiete aller Erdteile (z. B. *Stauronotus maroccanus* in Nordafrika, *Schistocera peregrina* in Südafrika, *Sch. paranensis* in Südamerika, *Melanopus spretus* in Nordamerika usw.). Sie bedürfen zu ihrem Gedeihen eines ganz bestimmten Wechsels von Trockenheit und Nässe; ihre Eier verschimmeln bei zu großer und vertrocknen bei zu geringer Feuchtigkeit, und auch die jung geschlüpften, dünnhäutigen Larven verlangen noch feuchte Luft und zartes Gras. Später aber ist Nässe ihr Todfeind. So können sie sich in Gegenden mit länger andauernder Regenzeit (Savannen, Buschgebiete der Tropen) nicht lange halten und kommen dorthin nur immer wieder aus Trockengebieten als Wanderer in erwachsenem Zustand, um höchstens einige Generationen auszudauern. Den Wald meiden sie ganz[59]). Die dürren Strecken der subtropischen und gemäßigten Steppen dagegen sind ihr eigentliches Wohn- und Ursprungsgebiet. Günstig für ihre Erhaltung in solchen Gebieten ist es, daß bei fehlender Feuchtigkeit für das Ausschlüpfen die in den Boden abgelegten Eier mehrere Jahre überliegen können. In ungeheuren Massen treten sie auf und werden dadurch zur Landplage. Die Larven brachten auf der Ugandabahn in Ostafrika einen Eisenbahnzug zum Stehen, da sie 10—15 cm hoch die Schienen bedeckten. Die fertigen Tiere unternehmen weite Flüge in so großen Scharen, daß sie sich wie dunkle Wolken vom Himmel abheben. Wo die Weibchen ihre Eier in die Erde ablegen, da sieht durch die Bohrarbeit der Boden so aus, als ob er frisch von Menschenhand umgebrochen sei[60]). Ihre Gefräßigkeit läßt die Stellen veröden, wo sie einfallen; in den großen Ebenen Nordamerikas zwangen sie früher die Bisons, aus den leergefressenen Strecken zur Futtersuche auszuwandern[61]). Sie und ihre Verwandten sind besonders wichtig, weil sie das harte Gras der sommerlichen Steppe in leichtverdauliche Stoffe umsetzen und schaffen so die Nahrung für eine große Menge von Tieren. Die Zahl ihrer Kostgänger ist erstaunlich groß: Skorpione und Walzenspinnen, Eidechsen, manche Schlangen und Schildkröten, Falken und Eulen, Marabus und Störche, Perlhühner und Raben und viele andere nähren sich von ihnen; Scharen von Bussarden folgen in Südafrika ihren Schwärmen, und der Rosenstar (*Pastor roseus*) wird in „Heuschreckenjahren“ bei ihrer Verfolgung weit über sein Verbreitungsgebiet hinausgeführt; körnerfressende Vögel tragen sie wenigstens ihren Jungen zu. Ihr Spärlichwerden in der trockenen Zeit bildet in Afrika einen Hauptgrund für den Vogelzug[62]). Auch viele Säuger verschmähen Heu-

schrecken nicht: kleine Raubtiere vom Wiesel bis zum Schakal, Paviane und nicht zum mindesten der Mensch.

Wie die Heuschrecken sind die Termiten Pflanzenfresser, die auch dürres Gras verzehren, und finden so in den subtropischen Trockengebieten jahrein jahraus den Tisch gedeckt. Sie legen ihre Wohnungen im trockenen Boden an und häufen das heraufgeschaffte Material zu lockeren Kuppeln wie Maulwurfshaufen auf, die Wind und Regen einebnen[63]), oder sie verkleben diese Erdmassen zu festen, bisweilen gewaltig großen, oberirdischen Bauten, deren Gestalt für die einzelnen Arten kennzeichnend ist. Die Form der „Termitenhügel" ist ungemein mannigfaltig: flache Platten, kuglige, stumpf abgerundete Erdmassen, kegel- und zuckerhutförmige Türme, einzeln oder zusammengesetzt; der mauerartigen Kompaßnester wurde schon auf S. 462 gedacht. Solche Bauten können bei manchen Arten eine Höhe von 4 m, sogar 6 m erreichen, ja Livingstone schätzt solche, die er am Ngami fand, auf 9 m Höhe. Dabei sind sie fest, für den Regen undurchdringlich und vermögen selbst einem tropischen Orkan zu trotzen. An diese Bauten knüpft sich ein reiches Tierleben. Feindliche Ameisen erobern einen Teil der Burg und legen darin ihr Nest an. Andere Insekten bewohnen die Bauten neben den Besitzern, besonders Carabiciden, in Südafrika z. B. *Anthia guttata.* Säuger graben ihre Wohnung in Termitenbauten aus, wie Schakal (*Canis mesomelas*) oder Erdferkel (*Orycteropus*)[64]). Dem nach Beute spähenden Raubvogel dienen sie als Sitz; der Antilope bieten sie in baumloser Steppe Schatten für die Mittagsruhe.

In gleicher Massenhaftigkeit, aber in weiterer Verbreitung als die Termiten finden sich in der Grasflur die Ameisen. Eurytherm im Gegensatz zu den stenothermen Termiten, gehen sie auch in winterkalte Gebiete. Solange die Temperatur es gestattet, sind sie lebhaft und gehen ihrer Nahrung nach, in subtropischen und tropischen Gegenden also das ganze Jahr hindurch. Während die Ameisen in den Wäldern selten in den Boden bauen, legen in der Grasflur alle Arten ihre Wohnungen im Boden an; dabei graben sie ihre Schächte bis 3 m („occident ant" der Prärien nach McCook), ja bis 5 m und weiter[65]) in die Tiefe und erreichen zuweilen den Grundwasserspiegel. Die um den Nestzugang in Ringen aufgestapelte Erde macht die Bauten leicht kenntlich; Passarge konnte in der Kalahari stellenweise 5—6 solcher Ringe auf 1 m^2 zählen. Sie leisten damit dieselbe Arbeit in trockenen Böden, wie sie die Regenwürmer in feuchten Böden leisten: sie sorgen für ständige Erneuerung der nährstoffreichen Oberflächenschicht, die für Keimpflänzchen besonders wichtig ist; sie fördern die Luftzirkulation im Boden und das Versickern des Regenwassers; sie düngen den Boden mit Kot und Stoffwechselprodukten. Den Termiten sind die Ameisen auch dadurch überlegen, daß sie nicht so einseitig Pflanzenfresser sind, sondern Nahrung jeder Art, nicht zum wenigsten tierische, nehmen. In den Zeiten höchster Dürre ist ihr Speisezettel knapp; daher kommt es, daß gerade in den dürren

Steppen Ameisen leben, die Vorräte eintragen. *Tetramorium caespitum*[66]) trägt bei uns nur in den heißesten Sommern Samen ein, in Algier legt sie regelmäßig große Kornkammern an. In den Mittelmeerländern tun das stets die Körnersammler der Gattung *Messor*, im subtropischen Nordamerika die *Pogonomyrmex*-Arten. Ein besonderes Verfahren, Vorräte zu speichern, haben die sog. Honigameisen: sie füttern einzelne Arbeiterinnen so stark mit Honig, daß der Vorratsmagen den Hinterleib kugelig auftreibt, und lassen sich in Zeiten des Mangels von ihnen abgeben. Diese auffällige Gewohnheit hat sich nur in halbwüsten Gebieten weit voneinander entfernter Länder bei nicht nächst verwandten Arten konvergent ausgebildet, im subtropischen Nordamerika (Colorado, Mexiko) bei *Myrmecocystus mellifer*, in Südafrika bei *Plagiolepis trimenii* und in Australien bei *Melophorus inflatus* und *bagoti;* man darf deshalb ihre Entwicklung wohl aufs engste mit den klimatischen Bedingungen in Zusammenhang setzen.

Die Ameisen und die Termiten, die sog. weißen Ameisen, sind für die Lebensverhältnisse im offenen Gelände in gleicher Weise wichtig dadurch, daß sie eine zahllose Menge von Kostgängern haben. Säuger und Vögel spüren ihnen bis in ihre Wohnungen nach und graben sie und ihre Larven und Puppen dort aus. Der Pampasspecht *(Colaptes campestris)* und der südafrikanische Erdspecht *Geocolaptes* leben fast ausschließlich von Ameisen. Unter den Säugern sind die großen Ameisenbären *(Myrmecophaga)* der Llanos und Campos Südamerikas, die afrikanischen Erdferkel *(Orycteropus)*, die Gürteltiere (Dasypodiden) und Schuppentiere (Manididen) und die australische *Echidna* ganz auf Ameisen und Termiten als Nahrung angewiesen und durch gewaltige Grabkrallen der Vorderfüße und lange wurmartige klebrige Zunge bei rückgebildetem Gebiß für ihren Fang ausgerüstet; sie kommen dementsprechend auch in der Grasflur vor und haben zum Teil dort ihre ausschließliche Heimat. Sogar ein Raubtier, der Erdwolf Afrikas *(Proteles cristatus)*, soll sich von diesen kleinen Insekten ernähren und hat mit den anderen ameisenfressenden Säugern die Rückbildung des Gebisses gemein. Noch weit größer aber wird die Zahl der Kostgänger, wenn gleich zu Beginn der Regenzeit die geflügelten Geschlechtstiere der Ameisen und Termiten ausschwärmen, teils bei Tag, teils bei Nacht. Raubkäfer, Frösche und Kröten (z. B. *Rana adspersa* und *Bufo regularis* in Südafrika[67]) und Eidechsen stellen ihnen am Boden nach, Wespen, zahllose Vögel vom Falken bis zum Ziegenmelker und die Schar der Fledermäuse verfolgen sie in der Luft.

Die Grabtätigkeit der Termiten und Ameisen schafft lockeren Boden an die Oberfläche, der dann durch Wind und Regen in Rinnen, Senkungen und Löcher zusammengetragen wird; von nichtbewachsenen Bodenflächen weht der Wind fort, was der Platzregen oder der Fußtritt der Huftiere gelockert hat; es fehlt also in solchen Gebieten nicht an losem Sand. Das sind die Wohnplätze für Ameisenlöwen, deren Fangtrichter sich z. B. im südafrikanischen Kaokofeld überall in Staub und Sand, ja selbst in alten Aschenhaufen finden[68]). So kommen in der algerischen Sahara 10 Arten Myrmeleoniden vor, darunter allein fünf

Arten der Gattung *Myrmecaelurus*. Auch grabende Hymenopteren finden hier geeigneten Boden für die Anlage ihrer Nester; im feuchten Boden würden die Nahrungsvorräte für die Brut durch Schimmelbildung gefährdet. Die große Mehrzahl der Bienen sind Sand- und Lehmbewohner; daher kommt in sonnigen Steppengebieten wie Ungarn, Turkestan, Algerien, Argentinien, Texas das reichste Bienenleben zur Entfaltung[69]. Auch Grab- und Wegwespen spielen in Steppengegenden eine große Rolle; so kommen in Südafrika mehr als 80 Arten *Cerceris* vor. Diesen Hymenopteren schließen sich ihre Brutschmarotzer an, wie die Ameisenwespen (Mutilliden), die Wollschweber (Bombyliiden) und die Ölkäfer (Meloiden), die in Steppengegenden, wie den Prärien, dem Mittelmeergebiet, Turkestan und wahrscheinlich ganz Mittelasien, überwiegen[70]. Schließlich sind einige Familien der Käfer im offenen Gelände besonders reich vertreten. Einmal sind das, in Anschluß an das reichliche Vorkommen von Huftieren, die Mistkäfer (coprophage Lamellicornier), die dort reichlich Nahrung finden für sich und ihre Brut. Dem nackten Boden und lockeren Sande aber folgen in großer Artenzahl die vielgestaltigen Tenebrioniden, die in trockenheißen Gebieten zahlreich sind; Südafrika allein hat von ihnen mehr Arten als das tropische Amerika, Vorder- und Zentralasien mehr als das indomalayische Gebiet; von den 48 Käferarten, z. B. die Escherich[71]) auf der tunisischen Insel Djerboa sammelte, gehörte fast die Hälfte dieser Familie an. Insekten der übrigen Ordnungen treten gegen die genannten zurück und sind in der Grasflur bei ihrem eintönigen Pflanzenbestand meist spärlich, um so mehr, je näher das Gebiet dem Wüstencharakter kommt.

Eine Tierform, die auf regenarme Steppen- und Wüstengegenden in ihrem Vorkommen beschränkt ist, sind die flinken Walzenspinnen (Solpugiden), die man in Eurasien, ganz Afrika und dem subtropischen Nordamerika an entsprechenden Örtlichkeiten findet. Sie leben räuberisch von Insekten, vorwiegend Termiten, verschmähen aber auch kleine Wirbeltiere nicht. Auch echte Spinnen und Skorpione fehlen nicht, sind aber weniger kennzeichnend für das trockene offene Land.

Das offene Gelände ist das Reich der Reptilien. Hier herrschen günstige Lebensbedingungen für diese wärmeliebenden Tiere, die sich gern der Sonnenbestrahlung aussetzen und dadurch ihre Binnentemperatur bis zum Optimum von 39°, der Eigenwärme der Homöothermen entsprechend, steigern, um dann durch beschleunigte Atmung eine weitere Steigerung zu verhindern. In zahlreichen Arten und Stücken sind Saurier und Schlangen in der Grasflur vertreten; wenn sie auch nicht überall häufig sind, so sind doch gerade hier Stellen, wo sie in Menge vorkommen; weniger häufig sind die Schildkröten. Viele Reptilien sind Grabtiere, die sich Schlupfwinkel im Boden anlegen oder doch schon vorhandene herrichten. Die sandigen Teile der Grasflur erleichtern ihnen das Einwühlen; dort sind sie besonders zahlreich. Die Nahrung der Echsen sind Insekten; nur die größten Arten, wie die Warane, nehmen auch kleine Wirbeltiere; Schlangen dagegen sind fast ausschließlich auf Wirbeltiere angewiesen. In winterkalten Steppen

halten die Reptilien Winterschlaf; aber in den subtropischen Gebieten bleiben viele auch den Sommer über lebendig, ohne in Trockenstarre zu verfallen. Sie bilden eine Hauptnahrung für Raubsäuger und Raubvögel; Schakale, Viverren und andere Räuber fressen Eidechsen gern; Marabus, Störche, Falken, der Sekretär (*Serpentarius*) u. a. Vögel nähren sich von ihnen; der Jungfernkranich (*Anthropoides virgo*) kommt im Sommer in die asiatischen Hochsteppen, um Eidechsen zu fressen[72].

Die Vögel finden im offenen Lande sehr zusagende Ernährungsbedingungen. Sie finden den Tisch reichlich gedeckt mit Insekten, Reptilien und kleinen Nagern oder mit Unmasse von Sämereien. Freier Blick ist für sie als Augentiere wichtig; beim Fehlen von Bewegungsschranken am Boden sind manche von ihnen dem Flug entfremdet und zu Laufvögeln geworden. In ihrer Beweglichkeit können sie sich der zeitweiligen Ungunst der Verhältnisse leichter als andere Tiere entziehen; daher gibt es in der Steppe nur wenige Standvögel. Dagegen sind die Bedingungen für die Anlage des Nestes im offenen Lande weniger günstig; die meisten Vögel müssen am Boden brüten, selbst solche, die sich sonst schwerer zugängliche Niststätten aussuchen, wie Adler oder Störche. Meist sind sie, besonders die größeren unter ihnen, Nestflüchter, vor allem die Laufvögel, Hühner und Flughühner; aber es kommen unter den Bodenbrütern auch Nesthocker vor, wie Lerchen, Ammern, Rosenstar oder Raubvögel, deren Brut dann recht gefährdet ist.

Ein Schauspiel, das sich in allen Grasfluren wiederholt, in den afrikanischen Steppen[73]) wie in der Prärie, in den Llanos Guianas[74]), in den Steppen Asiens[75]) und den Graswildnissen von Neu-Caledonien[76]) und Celebes, ist die Betätigung der fleischfressenden Vögel, der Raubvögel wie der Insektenfresser bei den Grasbränden. Wenn das dürre Gras in Brand gerät, so ist die aufsteigende Rauchwolke für viele Vögel das Signal zum Herbeieilen; denn die Flamme jagt alles Getier, das sich nicht in den Boden verkriechen kann, in eiliger Flucht vor sich her. Kriech- und Kerbtierjäger aus der Vogelwelt laufen beuteschnappend vor dem Brande umher, wie Marabus, Störche, Kranichgeier, oder fliegen über dem Feuer, wie Falken und Bussarde; Raken, Schwalben, Fliegenfänger, Würger holen ihre Opfer fast aus den Flammen.

Von Säugern überwiegen in den trockenen Grasgebieten natürlich die Grasfresser. Alle anderen übertreffen die Nager nach Arten- und Stückzahl. In Tripolis zählt Klaptocs[77]) unter 33 Säugerarten 20 Nager, in den russischen Steppen Nehring[78]) sogar bei 27 Säugerarten 20 Nager; in Kalifornien sind drei Fünftel der Säuger (121 von 201) Nager[79]). Durch Kleinheit, Fruchtbarkeit und Durstfestigkeit sind sie vor anderen konkurrenzfähig. Meist sind sie Höhlenbewohner und die Jungen dann pflegebedürftig, Hocker, wie man es ähnlich wie bei den Vögeln nennen kann. Sie bilden den Grundstock der Nahrung für viele Raubtiere: Adler, Bussarde, Falken, Eulen, Wölfe, Füchse, Luchse, Katzen, Marder u. a.; aber ihre Fruchtbarkeit gleicht alle Verluste aus. Ihnen schließen sich als Grasfresser der Häufigkeit nach

die Huftiere an: Einhufer (Wildpferde, Esel, Zebras), Paarhufer (besonders Antilopen, Giraffe, Bison, Pampashirsch, Kamel und Guanaco), dazu in den afrikanischen Steppen Elefant und Nashorn. Bei ihnen müssen die Jungen, in Ermangelung einer Wohnung, bald nach der Geburt dem Muttertiere folgen — man kann sie als Mitläufer den Nestflüchtern vergleichen. Am häufigsten sind die Wiederkäuer (Antilopen, Rinder, Hirsche, Cameliden), bei denen die Grasnahrung am besten ausgenutzt wird durch Vergärung der Cellulose im Vormagen. Von diesen großen Pflanzenfressern werden wieder die großen Raubtiere, Löwen, Leoparden, Hyänen, Hyänenhunde, angezogen; sie folgen den Herden und Rudeln, häufen sich wie sie zur Trockenzeit an den Wasserstellen an, machen ihre Wanderungen mit und zerstreuen sich wieder mit ihnen zur feuchten Zeit über die Grasflur. Als letzte Gruppe sind schließlich die Termiten- und Ameisenfresser zu nennen, über die schon berichtet wurde (S. 477).

Der Lebensreichtum der offenen Landstrecken ist verschieden. Manche von ihnen gehören zu den Stellen der Erdoberfläche, wo sich das allermeiste Leben zusammendrängt. Das hängt natürlich einmal von der Menge und Beschaffenheit der Äsung ab, die ein Platz bietet. Das mannshohe und höhere, starre und harte Gras der Kameruner Savannen ist viel weniger günstig als das niedrige zarte Gras des Süßvelds in Südafrika. Wichtig aber ist auch, daß die Tiere, insbesondere die großen Huftiere, günstige Gelegenheit haben, der Zeit des Mangels und der Dürre auszuweichen. Das ist z. B. im subtropischen Südafrika der Fall, wo zwar die Regenmenge im ganzen gering ist, aber der Regen sich über das ganze Jahr derart verteilt, daß im Westen eine Winterregenzone, im Osten eine Sommerregenzone und in der Mitte ein Übergangsgebiet vorhanden ist[80]). Geradezu wunderbar müssen die Wildmengen gewesen sein, die in früherer Zeit manche Strecken der südafrikanischen Ebenen erfüllten, und auch jetzt noch gibt es dort Gegenden, die ganz ungemein wildreich sind. Die Reisenden aus Anfang und Mitte des 19. Jahrhunderts, Lichtenstein, Andersson, Livingstone u. a. wissen Wunderdinge zu berichten, und noch in diesem Jahrhundert konnte z. B. A. Berger[81]) in den Athi Plains, Britisch-Ostafrika, die Zahl der täglich gesehenen Zebras auf 1000, die der Hartebeeste (*Bubalis*) auf 3—5000 schätzen. Dazu ist in Südafrika auch die Artenzahl der großen Steppensäuger eine so große, wie kaum sonstwo: Gnus (*Connochoetes*), Elands (*Buselaphus*), Oryx, Palas (*Aepyceros*), Rappenantilope (*Damaliscus*), Springbock (*Antidorcas*), Ducker (*Sylvicapra*) und manche andere Antilopenart, Giraffe, Elefant und Nashorn, Zebrapferde und Straußen beleben in mehr oder weniger großer Menge geeignete Landstriche, dazu eine dieser Menge und Mannigfaltigkeit der Beutetiere entsprechende Artenzahl von Raubtieren, der verschiedenen Nager und Ameisenfresser, der mannigfachen Vogelarten gar nicht zu gedenken. — Ebenfalls tierreich, aber doch bei weitem nicht an die afrikanischen Steppen heranreichend, sind manche Teile von Nordtibet. Von den Weideplätzen des Schugoflusses schildert Prschewalski[82]) ein reiches Tierleben: „ganz nahe

dem Lagerplatz weideten Herden von Kulans (*Equus hemionus*), lagen und wanderten Yaks (*Poëphagus*), standen Orongos (*Pantholops*), hüpften und sprangen Adas (*Procapra picticauda*) umher"; Herden bis zu 1000 Köpfen konnte er beobachten. „Nur indem sie von einem Orte zum andern ziehen, können sie auf den armseligen Weiden die nötige Nahrung finden." Dazu kommen auch hier mannigfache Raubtiere (Bär, Manul, Fuchs, Korsak, Wolf) und Nager. — An anderen Stellen ist zwar die Artenzahl der Säuger geringer, aber die Stückzahl einer oder weniger vorherrschenden Arten geradezu unschätzbar. Auf den großen Ebenen Nordamerikas weideten einst, von der Gabelantilope (*Antilocapra*) abgesehen, auf ungeheuren Strecken, soweit das Auge reichte, nur die schwarzbraunen Scharen der Bisons so zahlreich, daß sie die Prärie schwarz färbten. In ähnlicher Weise, aber in geringeren Ausmaßen, geben die Guanacos (*Lama huanachus*) den Ebenen Patagoniens das Gepräge, über die sie zu Tausenden verstreut sind; sie sind so häufig, daß man beim Reiten durch das Land kaum außer Sehweite von ihnen kommen kann[83]).

Immerhin sind das Ausnahmen; meist sind Grasland und Steppe viel ärmer an Tieren, so das südwestafrikanische Kaokofeld, die Steppen der afrikanischen Mittelmeerländer, die australischen Steppen und viele andere. Auch hier gibt es Abstufungen aller Art bis zur extremen Tierarmut der Wüste. In den mediterranen Steppen z. B. ist *Gazella dorcas* um so seltener, je pflanzenärmer die Einöde ist.

Die Wüste bildet das andere Extrem des trockenen offenen Geländes. Dauernd oder auch nur längere Zeit fließendes Wasser fehlt ganz. Regen fehlt zwar nicht vollständig, tritt aber selten und unregelmäßig auf und setzt oft mehrere Jahre nacheinander ganz aus. Auf weiten Strecken fällt auch kein Tau. Die Klarheit des unbewölkten Himmels hat eine sehr starke Erwärmung bei Tag, eine schnelle Abkühlung bei Nacht zur Folge, so daß die tägliche Temperaturschwankung bis gegen 50° betragen kann. Mit dem Aufhören der Periodizität des Klimas fallen aber auch periodische Erscheinungen im Tierleben fort, wie Trockenschlaf und Wanderungen. Wo solche Periodizität noch vorhanden ist, wie in der „Wüste" des kleinen Colorado in Arizona, da ist der extreme Charakter der Wüste nicht ganz verwirklicht; da sollte man höchstens von Halbwüste oder Wüstensteppe sprechen. Aber eine scharfe Trennung ist nicht möglich: es führen eben alle Übergänge von der Steppe zur Wüste hinüber.

Durch solche Ungunst der Lebensbedingungen wird die schärfste Auslese geübt, und nur wenige Formen sind übriggeblieben, die den harten Daseinskampf sowohl gegen die unbelebte wie gegen die belebte Natur durchzukämpfen vermögen. „Arm, aber nicht tot ist die Wüste" (Brehm). Da der pflanzliche Bewuchs sehr gering ist, kann sich auch nur geringes tierisches Leben entwickeln. Es sind im allgemeinen kleine Tiere, die hier vorkommen: der Wüstenfuchs dürfte in der Sahara das größte sein; die Gazelle (*G. loderi*) hält sich in der Vorwüste, sie schwindet, wo der Bewuchs zu gering wird. Der Löwe ist kein Tier der Wüste: er findet dort nicht genug Nahrung. Wo auch der Rest

des Pflanzenwuchses fehlt, wie in der Steinwüste südlich von Biskra oder in Teilen der libyschen Sandwüste, da können sich höchstens ein paar mistfressende Insekten halten, die von dem Mist der durchziehenden Kamele leben, und wenige Vögel, die sich von solchen Insekten ernähren.

Ähnlich wie sonst im offenen Land, spielen unter den Wirbeltieren der Wüste Läufer und Hüpfer und Grabtiere eine große Rolle. Läufer sind die Eidechsen und unter den Vögeln die Lerchen und der Wüstenläufer (*Cursorius isabellinus*); Hüpfer sind vor allem die Springmäuse. Grabtiere sind in der Sandwüste daheim. Dort kommen vor allem eine Menge Reptilien vor, die sich mit großer Schnelligkeit in in den Sand einzuwühlen vermögen. Die *Phrynocephalus*-Arten und der Skink machen dabei mit ihrem flachen Körper horizontale Bewegungen und verschwinden augenblicklich im Sand, der sie von der Seite her bedeckt. Bei manchen Schlangen und Eidechsen der Wüste ist das Rostrum besonders stark entwickelt und überragt den Mund; sie bohren sich unter seitlichen Bewegungen des Kopfes durch den Sand, wenn sie, wie der Skink, sich in der Tiefe des Sandes vorwärts schlängeln. Auch Käfer graben sich in den Sand ein. In der Sahara soll die Haubenlerche (*Galerida cristata*) der Sandwüste einen längeren Schnabel haben als die der Felswüste, um solche Beute aus dem Sande herausholen zu können.

Wo der Wüstenboden sandig ist, haben manche Tiere Einrichtungen, die ein Einsinken verhindern und so das Laufen über den lockeren Boden erleichtern. Bei Sauriern sind die Zehen durch Reihen von Schuppen oder Fransen seitlich verbreitert, so in der Colorado-Wüste bei der Iguanide *Uma*, in Südafrika bei dem Geckoniden *Ptenopus* (Abb. 115), in asiatischen Wüsten bei dem Gecko *Teratoscincus*, dem Agamiden *Phrynocephalus* und dem Lacertiden *Scapteira*, Konvergenzbildungen in Anpassung an die Lebensweise. Auch die Befiederung der Fußwurzeln und Zehen und die Bindung der letzteren durch eine Haut beim Flughuhn (*Syrrhaptes*) und die starke seitliche Behaarung der Sohlen bei der Springmaus (*Dipus*) bedeuten eine Verbreiterung der Unterfläche zum Laufen über Sand. Selbst bei zahlreichen Käfern der nordafrikanischen und asiatischen Wüsten aus der Familie der Tenebrioniden ist der flache Tarsus durch lange Chitinhaare verbreitert (*Trigonoscelis*, *Sternodes* u. a.)[84].

Bei dem Fehlen an Deckung in der Wüste ist für die Tiere hier die Farbanpassung an den Untergrund von großer Bedeutung. Die blaßgelbliche oder rötliche Färbung des Wüstenbodens kehrt bei vielen Tieren wieder. Zahlreiche Orthopteren (Acridier *Eremias*, *Pamphagus*, Mantide *Eremiaphila*)[85], die meisten Schlangen und Eidechsen (z. B. Lacertide *Phrynocephalus*, Agamide *Phrynosoma*), sehr viele Vögel (Lerchen, *Syrrhaptes*, *Cursorius*) und Säuger (Springmäuse aller Gattungen, *Canis cerdo*) haben dies gelbliche oder rötliche Kleid. Die Haubenlerchen (*Galerida*), die im nördlichen Algerien auf dem dunklen Ackerboden tiefbraune dunkle Farben tragen, sind im Süden, in der Sandwüste sandfarbig, in der Steinwüste graulich[86]. Eine ruhende

Heuschrecke, eine geduckte Lerche, ein stillsitzender Wüstenläufer sind ungemein schwer zu erkennen. Daneben kommen allerdings im paläarktischen Wüstengürtel nicht wenige schwarze Tiere vor, die sich auffällig vom Untergrund abheben; aber sie erscheinen in besonderer Weise geschützt[87]. Die schwarze Heuschrecke *Eugaster guyoni* der Sahara verteidigt sich durch Blutspritzen. Zahlreiche schwarze Käfer (Tenebrioniden) besitzen einen sehr harten Panzer; oft zeigen eingedrückte Flügeldecken, fehlende Fühler oder Beine, daß ihnen erfolglos zugesetzt wurde. Auch Steinschmätzerarten (*Saxicola*) und Raben sind schwarz — aber sie haben in der Wüste kaum Feinde. Freilich hat ein großer Teil der Tiere mit „Schutzfärbung" nächtliche Lebensweise, vor allem die Säuger und viele Reptilien, ebenso wie die nicht schwarzen Tenebrioniden. Sehr wahrscheinlich ist es, daß die abgeblaßte Färbung als unmittelbare Folge der klimatischen Einwirkungen entsteht und so bei Nacht- wie bei Tagtieren vorhanden ist, aber nur bei den letzteren, als koinzidierende Anpassung, Selektionswert bekommt.

Sehr auffällig zeigt sich unter den extremen Bedingungen in der Wüste die Konzentration des Lebens an bestimmten Örtlichkeiten, eine Erscheinung, die sich auch sonst im offenen Gelände schon anbahnt. Wo an Einsenkungen die größere Nähe des Grundwasserspiegels ein reicheres Pflanzenleben hervorsprießen läßt, da sammelt sich auch das tierische Leben an. Jeder Busch, jedes Gestrüpp ist eine Oase für sich, voll von spezialisierten Formen tierischen Lebens. An manchen Stellen der algerischen Wüste bietet jeder größere Stein Schutz für eine Schar von Insekten, Tausendfüßern, Spinnentieren, Asseln, oft auch für Eidechsen und Schlangen und sogar für kleine Säuger und Vögel. Hier nahe dem Pessimum der Bedingungen sind schon geringe Vorteile ausschlaggebend für die Wahl des Wohnplatzes.

Trotz der außerordentlichen Dürre vermag eine Reihe von Tieren, deren gesamte Verwandtschaft zu den Feuchtlufttieren zählt, in der Wüste auszudauern. Amphibien zwar fehlen; nur in Oasen können sie vorkommen. Dagegen sind eine Anzahl Wüstenschnecken und Wüstenasseln bekannt.

An Stellen, wo keine Spur von Bewuchs vorhanden ist und mittags die Temperatur auf 43 ⁰ C steigt, findet man in der algerischen Wüste oder im Osten von Siwah den Boden zuweilen dicht mit den Gehäusen von *Helix lactea* bedeckt, und *Helix pisana* kommt zwischen Fez und Tanger in solchen Mengen vor, daß vom niederen Gestrüpp Klumpen von der Größe zweier Männerfäuste herunterhängen[88]. Das Gedeihen von Schnecken in diesen extrem dürren Gebieten zeigt sich auch darin, daß die Stücke von *H. (Leucochroa) candidissima* die doppelte Größe der europäischen Stücke erreichen[89]. *H. desertorum* scheint in der Sahara so weit zu reichen, als Nachttau fällt: von der Meeresküste 20 km einwärts und 4 km im Umkreise der Oasen[90]. Von der Dicke der Gehäuse und ihrer Färbung bei Wüstenschnecken war schon die Rede (S. 474).

Bemerkenswert ist es, daß Gehäuse von Wüstenschnecken in weit voneinander entfernten Gegenden eine auffällige Ähnlichkeit be-

sitzen können, ohne daß die Arten näher miteinander verwandt sind. Ancey[91]) stellt eine Analogie zwischen der Schneckenfauna Arabiens und der Niederkaliforniens fest: *Helix (Micrarionta) areolata* in Kalifornien weicht von ihren dortigen Verwandten aus feuchteren Gegenden ab und gleicht der arabischen Untergattung *Eremina*; weiterhin gehen die niederkalifornischen *Bulimulus* der Untergattung *Sonorina* den arabischen *Buliminus* der Untergattung *Euryptyxis* parallel, und der *Bulimulus (Orthostomium) pallidior* von Niederkalifornien hat in der allgemeinen Form, der Oberfläche und der Skulptur der Anfangswindungen große Ähnlichkeit mit den *Buliminus (Cerastus) fragosus* von Yemen. Andererseits tragen niederkalifornische *Bulimulus*-Arten und solche aus ähnlich dürren und wüsten Gebieten von Peru und Chile so sehr den Stempel ihrer Umwelt, daß in mehreren Fällen ähnliche Formen von Kalifornien und Peru zur gleichen Art gezogen wurden, während genaue Untersuchung unabhängige Konvergenz, allerdings verwandter Arten, feststellen mußte[92]).

In den nordafrikanischen und asiatischen Wüsten kommen Asseln von besonderer Eigenart vor, weiß, mit hochgewölbtem Rücken (relative Verkleinerung der Oberfläche), vor allem die Gattung *Hemilepistus*, aber auch *Porcellio*- und *Metoponorthus*-Arten; wahrscheinlich ist bei ihnen auch, wie bei unseren *Porcellio*- und *Armadillidium*-Arten, die Verdunstung durch geringe Entwicklung der Hautdrüsen eingeschränkt.

Über Reptilien, Vögel und Säuger der Wüsten ist nach dem, was oben allgemein über die Wirbeltiere des offenen Geländes gesagt wurde, wenig hinzuzufügen. Die Vögel sind teils Samenfresser (Lerchen, *Syrrhaptes, Pterocles*), teils Insektenfresser (Würger, *Cursorius*); Raubvögel sind selten. Die Säuger sind Nager und Raubtiere; Insektenfresser fehlen, wohl wegen der starken Konkurrenz durch die Vögel. Die Säuger führen alle ein nächtliches Leben, werden wahrscheinlich durch die starke Ausbildung ihrer Ohrmuscheln als Schallfänger und der großen Bulla tympani als Resonanzapparat (Springmäuse, Fennek) in der Orientierung wesentlich unterstützt. Die Säuger bewohnen unterirdische Baue, deren Temperatur der mittleren Tagestemperatur nahe kommt; diese ist aber wegen der starken nächtlichen Temperatursenkung wesentlich niedriger als die Mittagstemperatur.

Literatur.

1) *Fritsch, Südafrika, S. 129. — 2) *Darwin, Werke 15, S. 168 Brief an Lyell v. 20. 10. 59. — 3) *Schillings, Blitzlicht und Büchse, S. 350ff. — 4) *Steinhardt, Wehrh. Riesen, S. 72. — 5) *Fritsch, Südafrika, S. 137. — 6) A. Forel, Neujahrsblatt Natf. Ges. Zürich Jg. 1893, S. 32f. — 7) *Fritsch, Südafrika, S. 153. — 8) J. A. Allen, in Rep. Princeton Univ. Exped. Patagonia 1896—1899, 3^1, Zool. — 9) *v. Prschewalski, Mongolei, S. 367. — 10) A. Jacobi und O. Appel, Arb. biol. Abt. am Kais. Gesundheitsamte 2, S. 475. — 11) *Spencer and Gillen, Australia 1, S. 170. — 12) *Besser, Deutsch-Ostafrika, S. 17. — 13) S. Passarge, Natw. Wschr. N.F. 4, S. 27f. — 14) *Nehring, Tundren und Steppen, S. 121. — 15) *Darwin, Werke 1, S. 79. — 16) *Schomburgk,

Reisen 2, S. 60. — 17) *Hartert, Vögel, S. 135. — 18) *v. Prschewalski, Mongolei, S. 365. — 19) O. Boettger, Zool. Gtn. 30, S. 7. — 20) Rud. Burckhardt, ZJb. Syst. 15, S. 1—38. — 21) N. Zarudny, Bull. Soc. Nat. Moscou 1889, Nr. 3, S. 455—465. — 22) *Lydekker, Geogr. Verbr., S. 44 f. und 50. — 23) *Spencer and Gillen, Australia 1, S. 103. — 24) S. Passarge, Naturw. Wschr. N.F. 4, Nr. 22. — 25) *Wallace, Amazon, S. 307. — 26) W. H. Hudson, Idle Days in Patagonia, London 1893, S. 145—163. — 27) *v. Middendorf, Reise 4, S. 874 f. — 28) E. Snethlage, Journ. f. Ornith. 61. — 29) H. Burmeister, Reise nach Brasilien, Berlin 1853, S. 402. — 30) G. Fritsch, Berliner ent. Ztschr. 11, S. 249. — 31) *Urwald, S. 82. — 32) *v. Humboldt, Ansichten der Natur 1, S. 28. — 33) S. Passarge, Naturw. Wschr. N.F. 4, Nr. 22. — 34) *Schillings, Blitzlicht und Büchse, S. 117. — 35) ZJb. Syst. 4, S. 106. — 36) Schilderung z. B. bei *Steinhardt, vom w. Riesen, S. 11—19. — 37) *Andersson, S.-W.-Afrika 1, S. 257. — 38) *Livingstone, Missionreisen 1, S. 130. — 39) *Waibel, Urwald, S. 107 f. — 40) *Fritsch, Südafrika, S. 129. — 41) Th. v. Heuglin, Petermanns Mitt. 1861, S. 11. — 42) *Schimper, Pflanzengeographie, S. 136. — 42[a]) *Spencer and Gillen, Australia, S. 60. — 43) G. Fritsch, Berliner ent. Ztschr. 11, S. 262. — 44) *Doflein, Mazedonien, S. 513. — 45) Naturw. Wschr. N.F. 4, Nr. 22. — 46) *v. Prschewalski, Mongolei, S. 18 f. — 47) J. Geikie, Smithson. Rep. 1898, S. 330. — 48) *v. Mojsisovics, Österr.-ung. Tiefebenen, S. 61. — 49) E. Wolf, Verh. D. Z. Ges. 18, S. 129—140. — 50) Spencer and Gillen, Australia 1, S. 45. — 51) *Brehms Tierleben 1, S. 473. — 52) *Bürger, Südamerika, S. 353. — 53) J. A. Allen, Am. Naturalist 4, S. 4—9. — 54) W. Kobelt, Ber. Senckenberg. Ges. 1876, S. 75—104. — 55) Cooke in *Cambridge Nat. Hist. Mollusca, S. 85. — 56) *Spencer and Gillen, Australia 1, S. 59. — 57) F. Werner, ZJb. Syst. 27, S. 84. — 58) *Distant, Transvaal, S. 257 f. — 59) L. Sander, Die Wanderheuschrecke. Berlin 1902. — 60) J. Vosseler, Berichte über Land- und Forstwirtschaft in D.-Ostafrika 2, S. 299. — 61) J. A. Allen, Memoirs Mus. Comp. Zool. 4, Nr. 10, S. 55—70. — 62) *Distant, Transvaal, S. 111 f. — 63) *Passarge, Kalahari, S. 296 f. — 64) *Fritsch, Südafrika, S. 94. — 65) Lincecum, Proc. Ac. Nat. Sc. Philadelphia 1866, S. 105. *Passarge, Kalahari, S. 295. — 66) K. Escherich, Die Ameise, Braunschweig 1906, S. 117. — 67) *Distant, Transvaal. — 68) *Steinhardt, Wehrh. Riese, S. 115. — 69) H. Friese, ZJb. Syst. 41, S. 491. — 70) C. R. Osten-Sacken, Bull. U. S. geol. u. geogr. Survey III, 2. 1877. — 71) Verh. Zool. bot. Ges. Wien 46, S. 268—277. — 72) *Kobelt, Verbreitung, S. 172. — 73) *Schillings, Blitzlicht und Büchse, S. 48 ff. *Besser, Deutsch-Ostafrika, S. 74. — 74) *Schomburgk, Reisen 1, S. 62. *v. d. Steinen, Naturvölker Brasiliens, S. 220. — 75) *Sanderson, Wild beasts of India, S. 10. — 76) *F. Sarasin, Neu-Caledonien, S. 27 f. — 77) ZJb. Syst. 27, S. 237 ff. — 78) Tundren und Steppen, S. 67 ff. — 79) J. Grinnell, Proc. California Ac. Sc. (4) 3. — 80) *Passarge, Kalahari, S. 88. — 81) In Afrikas Wildkammern, Berlin 1910, S. 13 f. — 82) *Mongolei, S. 403 ff. — 83) J. A. Allen, Rep. Princeton University, Exped. to Patagonia 3[1], S. 1—210. — 84) V. Faussek, Zool. Cbl. 14, S. 97 ff. H. Gebien, Abhandl. a. d. Gebiete der Auslandskunde (Hamburg. Universität) 5 (C 2). — 85) F. Werner, SB. Ak. Wiss. Wien 114, Abt. 1, S. 363. J. Vosseler, ZJb. Syst. 16, S. 337—404 und 17, S. 1—99. — 86) W. Rothschild und E. Hartert, Zentralbl. Zool. Biol. 5, S. 385. — 87) P. A. Buxton, Proc. Cambridge Philos. Soc. 20[3], S. 388—392. — 88) Cooke

in *Cambridge Nat. Hist. Mollusca, S. 25. — 89) *Tristram, Sahara, S. 408. — 90) *Walter, Wüstenbildung, S. 53. — 91) J. de Conchyliol. 53, S. 257 bis 271. — 92) W. H. Dall, Proc. U. S. Nat. Museum 16, S. 639—647.

XXIII. Die Tierwelt der Sumpf- und Ufergelände.

Im Gegensatz zu dem Teil des offenen Geländes, der nicht genug Feuchtigkeit besitzt, um Wald zu tragen, also zur Grasflur im weitesten Sinne, stehen die feuchten, wasserreichen und oft sumpfigen Gebiete, wie Brücher, Moräste und Moore mit Einschluß der Tundra und im Anschluß daran die Flußufer und Überschwemmungsgebiete, die Ufer der Seen und Meeresküste, die durch die Nähe von mehr oder weniger großen Wassermassen einheitlich in besonderer Weise gekennzeichnet sind. Sie bieten ganz andersartige Lebensbedingungen für die Tierwelt als das trockene Gelände. Diese Gebiete, wo das Wasser stagniert oder nur langsam fließt, zeigen der Mehrzahl nach ganz andere Ausdehnungsverhältnisse als das trockene Gelände. Nur die Tundra, die mit hierher zu zählen ist, nimmt ähnlich weite Räume ein wie die Steppen und ist auch als „Moossteppe" oft mit ihnen verglichen worden. Die anderen Formationen dagegen dehnen sich mehr nach einer Richtung, oft geradezu linear aus. Baumwuchs kann vorhanden sein, wie in der Mangroveformation der Tropen und in Überschwemmungsgebieten, oder er ist durch Buschvegetation ersetzt; meist aber fehlt er. Aber auch da, wo er sich reichlich findet, ist freier Bewegungsraum wenigstens über der Wasserfläche gegeben, wo sich dem Flug der Vögel und anderer Flieger und dem Schwimmen auf der Wasseroberfläche keine Hindernisse entgegenstellen.

Bestimmend für das Gepräge der Tierbevölkerung ist in dem Sumpf- und Ufergelände das Vorhandensein von reichlichem Wasser. Das Wasser bringt eine reiche Fülle von Leben hervor, und die Lufttiere, die sich als Kostgänger am Wasser einfinden, müssen sich auch im Wasser wenigstens zeitweise bewegen können, wenn sie auch nach ihrer Atmung durchaus Lufttiere sind. Es sind amphibische Tiere im weitesten Sinn; sie bilden den Übergang von den Lufttieren zu den sekundären Wassertieren, d. h. solchen Luftatmern, die ständig ans Wasserleben gebunden sind, wie Schwimmkäfer, Seeschlangen oder Wale. Diese Tierbevölkerung ist aber auch an die Periodizität des Wassers gebunden. In polaren und subpolaren Gegenden gefriert der Wasserspiegel im Winter für längere oder kürzere Zeit; in den tropischen und subtropischen Gebieten können Sümpfe, Teiche und Seen austrocknen und selbst Flüsse versiegen; die Überschwemmungsgebiete der Flüsse stehen naturgemäß nur zeitweise unter Wasser. Durch solche Veränderungen wird auch dem Tierleben eine Periodizität aufgeprägt; die Tierwelt wird damit nicht nur in ihrer Masse, sondern auch in ihrer Zusammensetzung beeinflußt. Die Tiere des Sumpf- und Ufergeländes sind in solchen Gegenden Wanderer, oder sie vermögen in Winter- oder Trockenschlaf zu fallen.

Alle Stämme der luftlebenden Tiere enthalten amphibische Formen. Am wenigsten finden sie sich unter den Schnecken; aber ganz fehlen sie auch hier nicht. In den Binnengewässern können die Arten der Gattung *Succinea* sowohl im Wasser wie in der Luft leben, und die Gattung *Assiminea* lebt in Salzsümpfen längs der Meeresküste teils über, teils unter dem Wasserspiegel[1]). Im übrigen ist Sumpfgelände der Entwicklung der Schnecken im allgemeinen günstig.

Sehr häufig sind amphibische Formen bei den Insekten. Viele Insektenordnungen haben durchweg wasserlebende Larven, während die fertigen Tiere Luftbewohner sind; so ist es bei den Eintagsfliegen (Ephemeriden), den Frühlingsfliegen (Perliden), den Libellen (Odonaten) und den Köcherfliegen (Trichopteren); auch eine Anzahl Netzflügler (Neuropteren), wie *Sialis* und *Osmylus*, bewohnt im Larvenzustande das Wasser, und für ein paar Schmetterlinge gilt das gleiche. Am wichtigsten aber unter den amphibischen Insekten sind wegen ihres massenhaften Auftretens manche Zweiflügler, allen voran die Stechmücken (*Culex*, *Simulia* u. a.) mit ihren wasserlebenden Larven, dazu noch viele andere, auch kurzfühlerige (brachycere) Dipteren. Solche sind in kühlen wie in heißen Gegenden in Wassernähe ungemein häufig und bilden die Grundlage für die Ernährung vieler anderer Tierarten. Der See Mývatn in Island z. B. trägt von ihnen seinen Namen; seine seichten Gewässer beherbergen die Larven unzählbarer Mücken, die dann zur Sommerzeit oft in haushohen dichten Säulen über dem Wasser schweben. Auch in der Tundra, der erdumspannenden nordischen „Moossteppe", bilden diese blutsaugenden Mückenheere eine Geißel für Menschen und Säugetiere. Die feuchten Tropengegenden sind ja hinreichend verrufen wegen dieser Plage. — Wasserwanzen und Wasserkäfer dagegen sind in ihrer Anpassung an das Wasserleben noch weiter gegangen; sie sind zu sekundären Wassertieren geworden.

Unter den Wirbeltieren schließlich finden wir in allen Klassen amphibisch lebende Tiere. Oft bildet das Wasser nur den Zufluchtsort, wohin das Tier sich gegen das Vertrocknen oder die Hitze flüchtet oder sich seinen Feinden entzieht, während die Luft sein eigentliches Lebenselement bleibt, wo es sich sonnt, Nahrung findet, seine Beute jagt; so beim Frosch oder Nilpferd. Umgekehrt kann aber gerade das Wasser das Jagdrevier sein, während sich sonst das Leben in der Luft abspielt, wie beim Pinguin oder beim Fischotter. Wie so viele Insekten machen auch die Amphibien ihre Entwicklung meist im Wasser durch und sind deshalb an dieses gebunden. Diese Art amphibischen Lebens hat manchen Wirbeltieren verschiedener Klassen gemeinsame Züge aufgeprägt. So sind bei vielen Amphibien, manchen amphibischen Reptilien, Vögeln und Säugern die Zehen und oft auch die Finger durch Schwimmhäute zu Ruderflächen verbunden. Auf die konvergente Umbildung des Kopfes mancher amphibischer Tiere (*Periophthalmus*, Frosch, Krokodil, Nilpferd) wurde schon auf S. 314 (Abb. 81) hingewiesen.

Fische führen nur in geringer Zahl ein amphibisches Leben. *Periophthalmus* und *Boleophthalmus* treiben sich an tropischen Flach-

küsten bei Ebbe im Gezeitengürtel außerhalb des Wassers herum und jagen dort nach Insekten.

Die Lurche (Amphibien) wechseln fast alle zwischen Wasser- und Luftleben. Am auffälligsten sind die Frösche (Raniden), von denen in der paläarktischen Region besonders *Rana esculenta* weit verbreitet ist und durch ihr lärmendes Konzert in wasserreichen Gegenden ihre Anwesenheit sofort verrät.[1] Sie ernähren sich hauptsächlich von Würmern und Insekten und sind zum Teil an das Wasser gebunden (z. B. *Rana esculenta*), während andere nur zur Fortpflanzungszeit das Wasser aufsuchen und sonst unabhängiger umherschweifen, wie unsere *R. fusca*, die freilich auch durch den stärkeren, ihr und ihren Jugendformen nachstellenden grünen Vetter, *R. esculenta*, vom Wasser verdrängt wird. Den Periodizitäten des Wassers tragen die Amphibien durch Schlafzustände im Winter und in der Trockenzeit Rechnung.

Unter den Reptilien sind amphibische Formen zahlreich. Alle Krokodile leben amphibisch; sie halten sich im flachen Wasser tropischer Sümpfe, Seen und Flüsse und kommen ans Ufer, auf niedrige Inseln und Sandbänke. Ihre Nahrung nehmen sie teils fischend aus dem Wasser, teils erbeuten sie auch Vögel und Säuger, die sich unvorsichtig in ihren Bereich wagen. Den trockenen Sommer können sie im Schlamm schlafend überdauern. — Stärker an das Wasserleben angepaßt sind die Wasserschildkröten im Süßwasser und im Meere. Die Meeresschildkröten kommen nur zur Eiablage an das Land. Die Süßwasserschildkröten dagegen sonnen sich wohl in der Luft, auch können manche einen Teil ihres Nahrungsbedarfs außerhalb des Wassers erbeuten; Tristram[2]) z. B. schreibt ihnen die Plünderung der Vogelnester und Zerstörung der Bruten zu, die man an allen Seen und in den Sümpfen Algeriens so oft bemerkt. Auch sie wühlen sich zum Winter- oder Trockenschlaf in den Schlamm ein; an den Flüssen Nordamerikas sind sie stellenweise so häufig, daß der Platz ihres Winterlagers aussieht, „als ob eine Herde Schweine an solchen Stellen gewühlt hätte".[2]) — Amphibische Saurier sind verhältnismäßig nicht häufig. Immerhin kommen einige in den Tropen vor. Meist ist das Wasser in der Hauptsache der Zufluchtsort, wohin sie bei Gefahr flüchten, während sie ihre Beute am Lande suchen: so der *Hydrosaurus amboinensis* Südamerikas, der australische *Physignathus lesueuri* und die Warane (*Varanus niloticus* und *V. salvator*). Dagegen findet die Meerechse der Galapagos-Inseln, *Amblyrhynchus cristatus*, im Meere ihre Nahrung, die aus Tangen und Algen besteht. — Auch manche Schlangen sind dem amphibischen Leben angepaßt. Die Anakonda (*Eunectes murinus*), eine Riesenschlange Südamerikas, verläßt das Wasser der Seen, Sümpfe und Flüsse nur, um sich zu sonnen und zu schlafen; ihre Jagd auf allerhand Ufersäuger (Wasserschweine, Agutis, Pakas) und Vögel betreibt sie vom Wasser aus. Amphibisch lebt auch unsere Ringelnatter (*Tropidonotus natrix*) und noch mehr die Würfelnatter (*Tr. tesselatus*), die im Wasser nach Fischen und Fröschen jagen, ebenso die südamerikanische *Helicops*. Dagegen sind die Seeschlangen, sowie die Nattern *Acrochordus* und *Homalopsis* und die Otter *Ancistro-*

don echte sekundäre Wassertiere, die nicht an die Flachküste gebunden sind und als vivipare Formen nicht einmal zur Bergung der Brut das Wasser verlassen, die einzigen voll angepaßten Wasserbewohner unter den heutigen Reptilien. Alle jene amphibischen Formen aber gehören zur Lebewelt des Sumpf- und Ufergeländes.

Weit mehr als alle anderen Formen tragen die Vögel zur Belebung der wasserreichen Gebiete bei. Ihre große Beweglichkeit gestattet Ab- und Zuwandern zur gegebenen Zeit und macht sie dadurch unabhängig von der Periodizität des Wassers. Die Wasserfläche bietet ihnen, den beschwingten Augentieren, freies Flugfeld und freien Blick. Am eigenartigsten sind wiederum die amphibisch lebenden Vögel im weitesten Sinne, d. h. solche, die in das Wasser hineingehen, auf ihm schwimmen oder darin tauchen; es sind die Wat- und Schwimmvögel.

Die Vögel finden am Wasser Nahrung und Schutz. Als Nahrung dient ihnen die zahlreiche Bewohnerschaft des Wassers, Fische, Insektenlarven und deren aus dem Wasser auffliegende Reifezustände, im Meere auch Schnecken und Muscheln, Würmer, Planktontiere. Meist ist ihr Tisch reich gedeckt, und sie wissen sich die Zeit auszusuchen, wo die Beute am bequemsten erreichbar ist. Nach der Nahrungsmenge bemißt sich die Zahl der Vögel, die zum Wasser kommen. Während an einem fischreichen See oder Fluß sich Tausende und Abertausende von Vögeln drängen können und sich ein buntes geräuschvolles Leben abspielt, wie etwa am Lindusee in Celebes[3]) oder am Schari in Zentralafrika[4]), liegen die Ufer des Toten Meeres oder des Salzsees von Witu[5]) still und einsam; kein Vogel wohnt dort oder hält da Rast. Schutz finden die Vögel im Sumpf- und Ufergelände auf Inseln und Sandbänken vor allem gegen ihre Feinde aus der Reihe der Säuger; aber auch gegen Raubvögel deckt sie das Röhricht und Weidengebüsch, und die Schwimm- und Tauchvögel sind auch auf der freien Wasserfläche vor Raubvögeln sicher: kein Falke z. B. nimmt eine Ente vom Wasser weg. Allerdings passen sich im Wettbewerb auch Feinde an diese Örtlichkeiten an: die Rohrweih (*Circus aeruginosus*) zehntet die Wasservögel, ihre Eier und Nestjungen, auch Schildkröten verfolgen die Brut, und die Wasserratte und Wasserspitzmaus stellen den schwimmenden Jungen nach.

Linné hatte die Gruppen der Wat- und Schwimmvögel ja als systematisch zusammengehörige Ordnungen, Grallae und Anseres, zusammengefaßt; Cuvier behielt diese Ordnungen bei (Échassiers, Palmipèdes) und viele andere Systematiker (u. a. Nitsch, Gray) folgten ihnen. Die heutige Systematik hat in diesen beiden Abteilungen ökologische Sammelgruppen erkannt und betrachtet ihre gemeinsamen Kennzeichen, Stelzbeine bzw. Schwimmfüße, als konvergente Anpassungen an das Wasserleben.

Die „Schwimmvögel" verteilen sich auf sieben Ordnungen. Es gehören dahin alle Taucherartigen (Colymbiformes), alle Pinguine (Sphenisciformes), alle Sturmvögel (Procellariformes), deren Ähnlichkeit mit den Möwen nur äußerlich ist, von den Storchartigen (Ciconiiformes) die Steganopodes (z. B. *Pelecanus*, Kormoran, *Sula*), einige Kranichartige

(Gruiformes, z. B. *Gallinula*, *Fulica*, *Heliornis*), und eine Anzahl Regenpfeiferartige (Charadriiformes), nämlich von der Unterordnung Limicolae das Odinshühnchen (*Phalaropus*) und der Scheidenschnabel (*Chionis*) und die ganzen Unterordnungen der Möwen (Lari) und Alken (Alcae). Die meisten davon haben vollständige Schwimmhäute zwischen den Vorderzehen; bei manchen sind sie unvollkommen, am schwächsten bei *Chionis*. Lappenfüße, d. h. getrennte, eingekerbte Hautsäume an den Zehen haben die Steißfüße (Podicipedes) von den Colymbiformes, das Bläßhuhn (*Fulica*) von den Gruiformes und die Odinshenne (*Phalaropus*) unter den Charadriiformes. Das Untergefieder aller Schwimmvögel ist fettreich und daher nicht benetzbar; bei den vollkommenst angepaßten, z. B. den Enten, greift das Bauchgefieder kahnförmig über die Flügel hinweg, diese zugleich vor Benetzung schützend. Manche Schwimmvögel, und wiederum solche aus verschiedenen Ordnungen, können tauchen, alle Colymbiformes und Sphenisciformes, unter den Steganopodes die Phalacrocoradiae (Kormoran und Schlangenhalsvogel *Plotus*), unter den Anseriformes die Tauchenten (Fuligulinae), unter den Gruiformes *Fulica* und *Gallinula*, unter den Charadriiformes die Alken. Gemeinsame Eigenschaften der Taucher sind dicht anliegendes Gefieder und markerfüllte Röhrenknochen; daher sinken diese Formen tief ins Wasser ein. Im Gegensatz dazu vermögen Tiere mit so leichtem Skelett und lockerem Gefieder wie Pelekan, Phalaropus, Möwen und die meisten Enten nicht zu tauchen und sind beim Schwimmen nur sehr wenig ins Wasser eingesenkt (Abb. 121). Von den Tauchvögeln rudern wieder Angehörige verschiedener Ordnungen beim Schwimmen unter Wasser mit den Flügeln: die Pinguine, die Steißfüße und von den Charadriiformes die Alken. Die Taucher kommen auch im tiefen Wasser vor, in größerer Entfernung vom Ufer, während die tauchunfähigen Schwimmer für die Nahrungssuche im allgemeinen das flache Wasser bevorzugen, wie die gründelnden Enten oder die Pelekane. Welch eine Fülle von unabhängiger Ähnlichkeit in Anpassungen an Lebensweise und Wohnort!

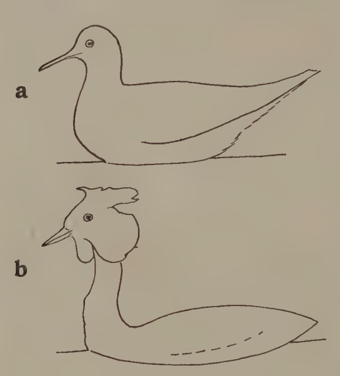


Abb. 121.
a) Odinshenne (*Phalaropus*), ein tauchunfähiger Schwimmvogel, wenig einsinkend. b) Steißfuß (*Podicipes*), ein Tauchvogel, tief einsinkend. Nach Brehms Tierleben.

Die Watvögel oder Stelzvögel haben lange Beine, die hauptsächlich durch Verlängerung des Laufs, zum Teil (beim Strandreiter *Himantopus*) auch noch des Unterschenkels, zustande kommen. Diese gestatten ihnen, eine Strecke weit in das Wasser hineinzugehen, ohne das Gefieder zu benetzen. Auch die Watvögel zählen zu verschiedenen Ordnungen: von den Ciconiiformes gehören hierher die Reiher, Störche und Flamingos (Ardeae, Ciconiae, Phoenicopteri), von den Gruiformes die Unterordnung der Kraniche (Gruidae), von den Charadriiformes viele Limicolae, besonders ausgesprochen aus der Unterfamilie Chara-

driinae *Himantopus* und *Recurvirostra*, aus der Unterfamilie der Scolopacinae der Brachvogel (*Numenius*), und die Familie der Parridae mit den langzehigen Blatthühnchen (*Parra*, Abb. 122, S. 496).

In den Ordnungen, in denen sich Schwimm- und Watvögel finden, können daneben auch Formen mit ganz anderer Lebensweise vorkommen, die das Wasser nicht lieben, sondern Wald (*Palamedea*, *Psophia*, Tauben) und Steppe (Trappe, Steppenhuhn [*Otis*, *Pterocles*]) bewohnen. Es sind eben gleichsinnige Anpassungen, die den Schwimmvögeln einerseits, den Watvögeln andererseits eine ähnliche Tracht verleihen.

Die Schwimm- und Watvögel werden noch dadurch auffällig, daß sie großenteils gesellige Tiere sind, die in Trupps, in Flügen, ja in gewaltigen Scharen auftreten, gemeinsam der Nahrung nachgehen, gesellig, ja in oft erstaunlichen Kolonien nisten. Die Geselligkeit kann sogar über den Kreis der Art hinausgehen; es können sich z. B. die verschiedenen Strandläuferarten (*Tringa*) in Flügen vereinigen, die von einer Uferschnepfe (*Limosa*) oder einem großen Wasserläufer (*Totanus*) geführt werden[6].

Die Schwimmvögel sind an offenes Wasser gebunden, wenn auch keiner von ihnen völlig zum sekundären Wassertier umgewandelt ist. Die Watvögel sind viel unabhängiger in der Wahl ihres Aufenthalts. So jagen die Störche im afrikanischen Grasland nach Heuschrecken, die Jungfernkraniche finden sich zur Verfolgung von Eidechsen in der Wüste Gobi ein (S. 479), und viele limicole Regenpfeiferartige werden oft weit vom Wasser und Sumpf getroffen, wie der Brachvogel (*Numenius*). Aber die Vorliebe für Wasser ist bei den meisten von ihnen doch ein entscheidender Zug.

Nahrungssuche und Schutzbedürfnis führt auch noch manche andere Vögel dauernd oder vorübergehend zum Wasser. Die stoßtauchenden Wassereisvögel (Alcedinidae) mit ihrem eng anliegenden fettigen Gefieder holen sich Fischchen und Insektenlarven aus dem Wasser und bauen ihre Nisthöhle in senkrechte lehmige Uferwände. Schwalben jagen die über dem Wasser fliegenden Insekten, und die Uferschwalbe (*Riparia riparia*) baut, ähnlich dem Eisvogel, ihre Nisthöhle in die Steilwände, aber gesellig, so daß ganze Kolonien entstehen; Brehm sah solche am mittleren und unteren Ob zu mehreren 1000 Röhren. Dieser lehmigen Uferböschungen wegen kommen auch in den warmen Gegenden Bienenfresser (*Merops*) an die Flüsse, um hier ihre Nisthöhlen kolonieweise anzulegen, obwohl sie sonst nichts an das Wasser bindet. Im Röhricht und Weidendickicht nisten bei uns die Rohrsängerarten, der Rohrammer, die Bart- und Beutelmeise; im Spätsommer fallen Flüge von Staren in die Rohrwälder ein, um dort eine sichere Schlafstelle zu finden. Auf feuchtem, seggenbewachsenem Boden an Sümpfen und Ufern ist der Lieblingsplatz des Blaukehlchens (*Luscinia svecica cyanecula*). Auch Raubvögel finden sich am Wasser ein und horsten in seiner Nähe; teils sind es Fischräuber, wie der Seeadler (*Haliaëtus*) und der Flußadler (*Pandion*), teils lockt sie

das Geflügel: die Edelfalken Enten und Reiher, die Rohrweihe (*Circus aeruginosus*) auch kleinere Vögel, ihre Brut und Eier.

So kommt es, daß viele wasserreiche Gebiete, Sümpfe, Seeufer, Flußniederungen und bestimmte Stellen der Meeresufer geradezu als „Vogelparadiese" gepriesen werden können. Von den ungarischen Donauniederungen mit ihrer reichen Vogelwelt besitzen wir begeisterte Schilderungen u. a. von Naumann, A. E. Brehm, A. v. Mojsisovics[7]. Das lebhafte Vogeltreiben an einem algerischen Salzsee schildert H. B. Tristram[8]. Auch der isländische Mückensee, Mývatn, wird von Hantzsch[9] als Lieblingsplatz der Vögel gerühmt. Vollends die Vogelinseln des Nordens, Guanoinseln wie Laysan im Pazifik, die Lagunen (Rawahs) an der Nordküste von Java sind als ungeheuer belebte Tummelplätze der ans Wasser gebundenen Vögel berühmt.

Auch Säuger aus vielen Ordnungen sind an das Wasser gebunden und führen ein mehr oder weniger amphibisches Leben. In gleichsinniger Umbildung sind hier Schwimmer und Taucher ausgebildet, mit kurzbeinigem, walzigem, anliegend behaartem Leib, oft mit Schwimmhäuten zwischen den Zehen. Andere, die sich auf dem schlammigen, morastigen, nachgiebigen Untergrund der Brücher und Ufer herumtreiben, haben spreizbare Zehen, nicht selten auch mit Bindehäuten, um durch möglichst große Unterfläche vor dem Einsinken gesichert zu sein (vgl. S. 427). Von Monotremen ist das Schnabeltier (*Ornithorhynchus*) ein geschickter Schwimmer und Taucher; ein brasilianisches Beuteltier, *Chironectes*, schwimmt gleichfalls gewandt. Aus der Reihe der Nager sind die Wasserratte (*Microtus terrestris*), die Bisamratte (*Fiber zibethicus*) und der Biber (*Castor fiber*) vorzügliche Schwimmkünstler; das Capybara (*Hydrochoerus*) und der Sumpfbiber (*Myopotamus coypu*) leben am Schlammufer. Schwimmende Insektenfresser sind die Wasserspitzmaus (*Crossopus fodiens*) und die Kameruner Otternspitzmaus (*Potamogale*). Unter den Raubtieren ist eine zusammenhängende Reihe mit zunehmender Anpassung an das amphibische Leben vorhanden, beginnend mit dem Iltis (*Putorius putorius*), der mit Vorliebe am Wasser und sogar im Wasser nach Fröschen, Nattern und Fischen jagt, über den marderartigen Nerz (*Lutreola lutreola*) Eurasiens und seinen amerikanischen Vetter, *L. vison*, dann den Fischotter (*Lutra*), Meerotter (*Latax*), Walroß (*Rosmarus*), Ohrenrobben (Otariiden) bis zu den Seehunden (Phociden). Die drei letzteren erreichen einen sehr hohen Grad von Anpassung an das Wasserleben; immerhin bleiben sie alle noch so weit Lufttiere, daß sie mindestens zur Satz- und Fortpflanzungszeit das Land aufsuchen. Von Huftieren lebt das Flußpferd (*Hippopotamus*) durchaus amphibisch; es findet zwar seine Äsung am Lande, sucht aber im Wasser tagsüber Schutz vor der tropischen Hitze. Weniger eng sind die Tapire, einige Schweinearten und eine Anzahl von Wiederkäuern auf das Wasser angewiesen. Ren (*Rangifer*) und Elch (*Alce*) in den nordischen Sumpfgebieten, Sumpfbock (*Limnotragus*), Wasserbock (*Cobus*) und Sumpfantilope (*Tragelaphus spekei*) aus den sumpfigen Flußufern Afrikas sind durch lange, weit spreizbare Zehen und große Afterklauen für das Laufen auf nachgiebigem Boden ein-

gerichtet (vgl. S. 427). Auch die Büffel sind Tiere, die sich gern im Grenzgebiet von Wasser und Land bewegen. Dagegen sind keine Primaten dem amphibischen Leben angepaßt. Wale und Sirenen dagegen sind vom Lande unabhängig und zu sekundären Wassertieren geworden.

Von wasserreichen Gebieten seien zuerst Sümpfe, Brücher (Riede) und Moore betrachtet. Sümpfe sind Stellen mit stagnierendem Wasser, die wegen schlammiger Beschaffenheit und dichter Vegetation nicht schiffbar sind, aber auch nicht betreten werden können. Man findet sie an Orten, wo Quell- und Regenwasser nicht abfließen und bei undurchlässigem, tonigem Untergrund nicht versickern können, oder wo der Grundwasserstand besonders hoch ist. Oft sind sie Reste früherer Süßwasserseen. Sie sind mit Rohrwäldern, Weiden- und Erlengebüsch mehr oder weniger dicht bewachsen. Bei fortschreitender Verlandung gehen sie in Brücher über, bei denen sich über Schlamm und Sumpf eine ziemlich dichte Pflanzendecke gebildet hat und auch Bäume, besonders Erlen, daneben Pappel, Esche, Weide und Birke wachsen. In den Tropen sind es meist bestimmte Palmen, die auf Sumpfboden herrschen. Ihr reichlicher, gewöhnlich saurer Humus sagt den meisten Pflanzen nicht zu. Der Bruch bildet den Übergang zwischen Sumpf und Moor. Moore sind durch ihren Bewuchs mit Torfmoosen gekennzeichnet (vgl. S. 373). Diese verschiedenen Formationen gehen ineinander über und sind oft benachbart, und daher zeigt auch das Tierleben auf ihnen mancherlei Ähnlichkeiten.

Die feuchten, mit offenen Wasserflächen durchsetzten Wiesengebiete der Brücher sind natürlich ein geeigneter Wohnplatz für Froschlurche, unter denen im paläarktischen Gebiet der grüne Wasserfrosch (*Rana esculenta*) am meisten hervortritt. Für Brücher und Moore sind bei uns zwei Reptilien bemerkenswert: die Bergeidechse (*Lacerta vivipara*) und die Kreuzotter (*Pelias berus*). In diesen Gebieten, wo sich im wasserreichen Boden kaum ein geeignetes Plätzchen findet, an dem die Eier von Reptilien abgelegt werden könnten, sind diese beiden Arten ihren Verwandten dadurch überlegen, daß sie lebendige Junge gebären. Die Bergeidechse ist hier zugleich sicher vor ihrer Feindin, der Zauneidechse (*L. agilis*), die auf die jungen Bergeidechsen Jagd macht; wahrscheinlich gilt ähnliche Befreiung von gefährlicher Konkurrenz auch für die Kreuzotter. So ist das Moor für sie gleichzeitig ein Rückzugsgebiet.

Von Vögeln sind eine ganze Anzahl der Charadriiformes in dieser Umgebung heimisch. Obenan steht der Kiebitz (*Vanellus vanellus*), der durch sein lebhaftes, lautes Wesen und seine gewandten Flugspiele überall auffällt, wo er ist, der „Wächter des Rieds“, der Charaktervogel der friesischen und holländischen Niederungen; er ist durch den Norden von ganz Eurasien verbreitet und wird in Südasien und Afrika durch Verwandte vertreten, in Asien durch den Sumpfkiebitz (*Euhyas*), in Afrika durch den Lappenkiebitz (*Lobivanellus*). Dazu kommen Regenpfeifer (*Charadrius*) und Wasserläufer (*Totanus*) in verschiedenen Arten. Ein weitverbreiteter Bewohner der Brücher ist der sonderbare Kampfläufer (*Pavoncella pugnax*), dessen tennenartige Kampfplätze an trockenen

Stellen dem Kenner auffallen. Ein verborgeneres Leben führen die große und kleine Bekassine (*Gallinago gallinago* und *Limnocryptes gallinula*), doch fehlen sie in ganz Eurasien an geeigneten Stellen niemals. Uferschnepfe (*Limosa limosa* und *L. japonica*) und Brachvogel (*Numenius arcuatus*, in den Brüchern des südlichen Nordamerika *N. longirostris*) gehören ebenfalls zu den regelmäßigen Bewohnern solcher Gebiete. Sehr kennzeichnend für bruchig-sumpfige Gebiete ist der Kranich (*Grus grus*). Alle diese Tiere finden am und im feuchten Boden ihre Nahrung, Insektenlarven, Nacktschnecken, vor allem Regenwürmer. Enten und Gänse sind Brutvögel auf Sumpfwiesen und Brüchern. Außer den schon genannten Singvögeln der Rohrdickichte (S. 491) ist der Wiesenpieper (*Anthus pratensis*) für feuchte Wiesen und Sumpfgelände bezeichnend.

Von Säugern ist der Nerz (*Lutreola lutreola*) in Eurasien, der ihm verwandte Mink (*L. vison*) in Nordamerika ein verborgener Bewohner der Brücher. Auf Erlenbrüchern und bewachsenen Mooren lebt im nördlichen Eurasien der Elch (*Alce alces*), fehlt aber auch im tiefen Walde nicht, ebenso wie im nördlichen Nordamerika das Moosedeer (*A. americana*).

Die eigentlichen Moore haben noch eine Anzahl von eigenen Bewohnern, die in Brüchern nicht vorkommen. Die auf Moorboden gut gedeihenden Beerensträucher, Rauschbeere und Preiselbeere, liefern die bevorzugte Nahrung des Birkhuhns (*Lyrurus tetrix*), und des Moorhuhns (*Lagopus lagopus*), von denen das letztere weit über das nördliche Eurasien (in Deutschland nur ganz im Nordosten) und Nordamerika verbreitet ist. Außerdem verdienen eine Anzahl Insekten [10]) unserer Moore besondere Aufmerksamkeit, weil sie sonst nur im Gebirge und in höheren Breiten vorkommen. Das sind die Libellen *Leucorhina dubia*, *Agrion hastulatum*, *Aeschna juncea* u. a.; von Schmetterlingen gehören hierher *Colias palaeno, Argynnis aphirape, Oeneis jutta*, von Dipteren die nordisch-alpine Renntierbremse (*Therioplectes tarandinus*), von Ameisen die nordische Moorameise *Formica picea*. Das hängt wohl damit zusammen, daß die Erwärmung des Moors im Frühjahr viel langsamer geschieht als auf anderem Gelände und sich das Eis dort viel länger hält (in einem Hochmoor Ostpreußens einmal bis Juni). So werden diese Insekten als Eiszeitrelikte aufgefaßt, als Überbleibsel jener Zeit, wo in Mitteleuropa bei niedrigerer Temperatur sumpfige und moorige Gelände einen viel größeren Raum einnahmen als heute.

Je mehr das offene Wasser hervortritt und damit eine neue Nahrungsquelle erschlossen wird, je mehr die Gegend aus einem Bruch zu einem Sumpf wird, um so mehr treten auch die großen Watvögel, besonders die Reiher, und die Schwimmvögel in reicher Menge auf. Am eigenartigsten bieten sich diese fast durchweg gesellig lebenden Tiere an ihren Brutplätzen zur Beobachtung dar. Als Beispiel sei ein solcher Brutplatz aus der ungarischen Tiefebene geschildert [11]). An geeigneten Stellen mitten im Sumpf, flachen Erhebungen im Wasser, auf Gras- und Seggenbüschen, schwimmenden Inseln von Schilf und Rohr, selbst auf den breiten Blättern der Seerosen stehen die einfachen Nester der Trauerseeschwalbe (*Hydrochelidon nigra*); auf niedrigen

Inselchen brütet die Lachmöwe; zwischen dem Rohr stehen die Nester der Enten, Bläßhühner (*Fulica*) und Rohrdommeln (*Botaurus*); in Weiden- und Erlenbüschen und -bäumen nisten viele Reiherarten und die Scharben: Fisch-, Purpur-, Silber-, Seiden-, Rallen-, Zwerg-, Nacht- und Löffelreiher (*Ardea cinerea, A. purpurea, Egretta alba, E. garzetta, Ardeola ralloides, Ixobrychus minutus, Nycticorax nycticorax, Platalea leucorodia*), der schwarze Sichler (*Plegadis falcinellus*) und die Scharben (*Phalacrocorax carbo, P. pygmaeus*) bunt durcheinander, an manchen Stellen in solcher Anzahl, daß 20 und mehr Nester auf eine einzige Sahlweide kommen. Lappentaucher (*Podicipes*) brüten an den offenen Wasserflächen. An einem solchen Platze ist ein fortwährendes Kommen und Gehen, ein Auffliegen und Sichsetzen, ein Schreien und Lärmen. Wenn vollends die Bewohner des Brutplatzes gestört werden, etwa durch ein Schuß, so erheben sich Tausende um Tausende, in wildem Durcheinander schwärmend, ganze Wolken von Vögeln, zu denen sich immer neue Scharen gesellen.

In den Tropen bieten sich entsprechende Bilder, nur in etwas anderer Umgebung und mit teilweise anderen Arten. Vor allem kommen in den Sümpfen die Krokodile hinzu. Auf den Seerosenblättern laufen Blätterhühnchen (Parriden) umher, in Südamerika *Parra*, in Afrika *Phyllopezus*, in Südasien *Hydrophasis*, deren gewaltig verlängerte Zehen das Gewicht des Vogels gleichmäßig auf die Blattfläche verteilen (Abb. 122). Statt der dunklen Bläßhühner schlüpft in Afrika das blaue Sultanshuhn (*Porphyrio*) durch das Röhricht. Grellrote Ibisse heben sich wirkungsvoll von dem Grün der Bäume ab. Wenn dann unter dem Einfluß der Sonnenglut die Wasserflächen mehr und mehr zusammenschrumpfen, die Sümpfe austrocknen, dann sammeln sich in den übrigbleibenden Tümpeln die Fische in dichten Massen, ein leichter Raub für die Vögel. Auch die Krokodile ziehen dem Wasser nach und bedecken zuweilen in Scharen die Wasserfläche, um, wenn das letzte Naß zu schwinden droht, sich zum Trockenschlaf in den Schlamm einzuwühlen. Die Vögel aber verlassen den Platz und suchen andere Sumpfstellen, um zu günstigerer Jahreszeit zurückzukehren.

Ein Sumpf- und Moorgebiet eigener Art ist die Tundra[12]). Sie unterscheidet sich von den bisher besprochenen durch ihre außerordentlich weite Ausdehnung und bildet einen zusammenhängenden Gürtel einheitlichen Gepräges rings um den Pol, durch das nördliche Eurasien und Nordamerika (Barren Grounds), soweit nicht ewiger Schnee den Boden deckt, südlich bis zur Grenze des Baumwuchses. Das Wesen der Tundra ist durch die klimatischen Verhältnisse jener Breiten bedingt. Die mittlere Jahrestemperatur liegt unter 0^0. Im Untergrund stößt man daher in der Tiefe von etwa 1 m auf ewiges Eis oder ständig gefrorenen Boden. Nur die darüber liegenden Schichten sind locker; nur aus diesen können die Pflanzen Nahrung holen; nur in ihnen können die Tiere ihre Höhlen bauen. Und die Temperatur in diesem offenen Boden ist niedrig; das Tier findet hier keinen Schutz gegen die Winterkälte; die Pflanzenwurzeln können nur in den obersten, von der Sonne durchwärmten Schichten genügende Nahrungsmengen aufsaugen. Die

Pflanzen bleiben niedrig; auch die dichten Wäldchen der Zwergbirke oder Wollweide können sich nur so weit über den Boden erheben, als der Winterschnee sie deckt; was darüber hinausragt, wird von den austrocknenden Winterstürmen vernichtet. Wie der Versuch zeigt, erwachen winterschlafende Säugetiere, etwa Murmeltiere, wenn ihre Körpertemperatur auf $+10^0$ sinkt; das wird sich bei der Unmöglichkeit temperierter Winterquartiere hier kaum vermeiden lassen. So treten denn die in der Tundra überwinterden Nager, die Lemminge, hier überhaupt nicht in Winterschlaf ein, sondern bleiben wach und



Abb. 122. *Parra jacana*, südamerikanisches Blätterhühnchen. Aus L. Plate, Allgemeine Zoologie.

ernähren sich, unterirdisch wühlend, von Pflanzenwurzeln. Auch sonst überwintern einige Säugerarten in der Tundra; Schneehase (*Lepus timidus*), Eisfuchs (*Canis lagopus*) und in Nordamerika der Moschusochse (*Ovibos moschatus*) vermögen es, der Kälte und den Stürmen zu trotzen. Ebenso sind das Moorschneehuhn (*Lagopus lagopus*), der Kolkrabe (*Corvus corax*), die Schneeeule (*Nyctea nyctea*) und der Jagdfalk (*Falco rusticolus*) Standvögel in der Tundra. Was aber sonst von Homöothermen im Sommer hier lebt, zieht im Herbst fort, wie die Vögel auch die Säuger, Ren, Wolf, Vielfraß und Hermelin.

Der gefrorene Zustand des Untergrunds in 1 m Tiefe ist es auch, was ein Versickern des Wassers verhindert. Das Schmelzwasser des

Winterschnees sammelt sich im Frühsommer in den tiefer gelegenen Mulden des Hügellandes, bildet Teiche und Sümpfe, läßt Brücher und Moore entstehen. Dort gedeihen dann auf dem Moorgrunde üppige Polster von Torfmoosen (*Sphagnum*) und bilden eine nachgiebige, schwappende Decke; die Wucherungen von Laubmoosen (*Polytrichum*) können sich stellenweise zu Höckern bis zu 1 m erheben. An trocknen Stellen wuchert die Rentierflechte (*Cladonia*), die auf weite Strecken hin allein den Boden bedeckt und ihm ein weißliches Aussehen gibt. Auf dem Moorgrund gedeihen Beerensträucher: Heidel-, Preißel- und Rauschbeere, Krähenbeere (*Empetrum*) und Silberwurz (*Dryas octopetala*). Am freien Wasser wachsen Sumpfdotterblume und Fieberklee. Südliche Abhänge, wo sich genügend Humus sammelte, können zwischen spärlichem Graswuchs freundlichen Blumenschmuck tragen. So in der Flachtundra; dagegen ist die Hochtundra trocken, trägt nur geringen Pflanzenwuchs und ist an manchen Stellen weithin mit Steinen bedeckt und völlig steril.

Nur 3 Monate dauert die warme Jahreszeit in der Tundra; nur so lange hat die Sonne Kraft genug, den Boden aus dem Bann des Frostes zu befreien und für Pflanzen und Tiere eine gedeihliche Wärme zu spenden. Damit beginnt für die überwinterten Bewohner gute Zeit; dann strömt auch der Zug der Wanderer herein, der Vögel wie der Säuger, die den Winter unter günstigerem Himmel verbrachten. Alle finden sie sogleich reichgedeckten Tisch. „Die Eigentümlichkeit des Hochnordens, daß die Pflanzen teilweise in vollster Blüte, oder mit Früchten des verschiedensten Grades der Reife, gleichsam lebendig, in vollster Frische vom Schnee verschüttet und so über den Winter wohl erhalten werden, im Frühjahr aber als Konserven, als schmackhafte Beeren, als schönstes Kraftfutter wieder hervortauchen“ [13]), kommt den Pflanzenfressern zugute; Schneehuhn und Gänse, Rotdrossel (*Turdus musicus*), Ammern (*Calcarius lapponica, Passerina nivalis*) und Lerche (*Eremophila alpestris*), Lemming, Schneehase und Ren brauchen nicht erst auf das Hervorsprießen der Triebe, auf das Reifen von Samen und Beeren zu warten. In den Tümpeln und Teichen leben zahllose Schnakenlarven, als Nahrung für die Schwimmvögel, wie Enten und Odinshühnchen (*Phalaropus*); an den Ufern der Gewässer finden Strand- und Uferläufer, Regenpfeifer und Brachvogel reichlich Nahrung an Insekten, Würmern und Schnecken und legen hier ihre Nester an. In dichten Wolken steigen aus den Wassern die Stechmücken auf. In den Tropen fliegen sie nur bei Nacht, in der Tundra 10 Wochen lang, davon 6 Wochen tatsächlich ununterbrochen. Diese furchtbare Plage für den Menschen, der die Tundra besucht, bietet Nahrungsüberfluß für die insektenfressenden Vögel, den Pieper (*Anthus cervinus*), das Blaukehlchen (*Luscinia svecica*) u. a. Die beste Zeit aber haben jetzt die Räuber in Feder- und Haarkleid, der Rauhfußbussard (*Buteo lagopus*), die Schnee-Eule (*Nyctea nyctea*) und die Sumpfeule (*Asio flammeus*), der Kolkrabe (*Corvus corax*), der Vielfraß (*Gulo luscus*), der Eisfuchs (*Canis lagopus*), dieser „Schakal des Nordens“, und das Hermelin (*Putorius ermineus*). Ihre Hauptbeute ist der Lemming

(*Myodes*); von seinem Vorkommen hängt das aller nordischen Raubvögel und Raubsäuger der Tundra mit Ausnahme der Wolfs und des Vielfraßes ab. Der Wolf ist im Gefolge des Rens in die Tundra gekommen und zehntet dessen Herden.

Kommt dann mit Anfang September der frühe Herbst, so verschwindet schnell die Hauptmasse des Tierlebens aus der Tundra, und für die Zurückbleibenden beginnt die magere Zeit. Vor allem erstaunlich sind die Wanderungen der Renntiere. In oft ungeheuren Herden geschart — King (1836) sah in Nordamerika unter 65° nördl. Br. an einem Tage mindestens 20000 Renntiere vorüberziehen — eilen sie südwärts, im Taymyrlande wohl 700 km weit, in Nordamerika doppelt so viel; mit wunderbarer Regelmäßigkeit halten sie ihre Straße ein, auf deren genauer Kenntnis das Wohl und Wehe ganzer Volksstämme des Nordens beruht; im Waldland angekommen, zerstreuen sie sich, um sich gegen Beginn des Frühjahrs aufs neue zu sammeln.

Zur Eiszeit hatte die Tundra eine weitere Verbreitung als jetzt; man findet die Reste ihrer Charaktertiere, des Renntiers, des Moschusochsen, der beiden Lemminge und des Schneehuhns weit in Mitteleuropa und auf den britischen Inseln verstreut.

Eine ähnliche Zusammensetzung wie die Vogelwelt der Sümpfe zeigt jene der Seeufer und der Gestade langsam strömender Flüsse. Wenn solche Ufer bewaldet sind, so kommt noch eine Menge von Baumvögeln dazu, um das Bild noch mehr zu beleben. Im übrigen ändert der Wald nicht viel; denn in und über dem Wasser bietet sich freier Bewegungsraum genug. Was sich in Brüchern und Sümpfen über die Fläche ausbreitet, bietet sich hier gleichsam in linearer Zusammendrängung und macht dadurch noch um so größeren Eindruck. Besonders reich belebt sind die Ufer von Steppenseen und Steppenflüssen, wenn in der Steppe Trockenzeit herrscht. Mojsisovics[14]) fand in einem trockenen Sommer am eingeengten Kopácser Teich 29 Arten von Schwimm- und Watvögeln in solchen Mengen, daß das Ufer geradezu rasenartig bedeckt war von kleinen Sumpf- und Wasservögeln, Wasserläufern, Bekassinen, Kibitzen, Seeschwalben, zwischen denen truppweise größere Formen standen; stets hockten auch einige Seeadler (*Haliaëtus*) am Strande und waren etliche Flußadler (*Pandion*) zu sehen. Von besonderer Großartigkeit wird das Bild des belebten Ufergeländes in den Tropen. „Drei Tage lang segelte mein Boot" — so schreibt A. E. Brehm[15]) — „den grauen Fluten des Weißen Nils entgegen, und 3 Tage lang sah das Auge zu beiden Seiten des Stroms am schlammigen Ufer und auf allen Inseln eine ununterbrochene Reihe von Stelzvögeln, . . . Tausende und Hunderttausende von einer Art nebeneinander, und fast ein halbes Hundert Arten untereinander. Und jeder Sumpf und jeder Bruch, jeder Regenteich, jede Lache zu beiden Seiten des Stroms . . . war umlagert, ja bedeckt von ähnlichen Massen!" Von einem Strom im Waldland, dem Ugalla im Tanganjika-Gebiet, schildert R. Böhm[16]) das Tierleben: „Morgens hört man an dem in der Kühle dampfenden Fluß das Geschnatter der Höckergans (*Sarcidiornis*), Sporengans (*Plectropterus*) und der Baumgänse (*Chenalopex*)

von den Sandbänken, sieht den Graufischer (*Ceryle rudis*) über dem Wasser rütteln, Schlangenhalsvögel (*Plotus*) da und dort auf Ufer-büschen sitzen, Wasserhühner, *Limnetes*, Regenpfeifer, *Rhynchaea*, und kleine Reiher am Ufer umhertrippeln. Auf einem umgestürzten Riesenbaume hat die afrikanische Scharbe (*Graculus africanus*) eine reichbesetzte Nistkolonie angelegt; *Ardea alba* und andere Edelreiher haben auf Kigelien und Afzelien aufgebäumt, den Klaffschnabel (*Anastomus*) kann man fast mit dem Ruder schlagen; dann schreien und pfeifen der Schattenvogel (*Scopus*), *Lobivanellus* und *Oedicnemus*; der Kropfstorch (*Leptoptilus*), Kronenkraniche (*Grus pavonina*), der riesige Sattelstorch (*Mycteria*), Nimmersatt (*Tantalus*), Riesenreiher (*Ardea goliath*) stelzen gravitätisch in den Schilfdickichten umher. Hoch in der Luft schreit der prächtige Schreiseeadler (*Haliaëtus vocifer*) oder hält zu 20—40 zusammen in der Nachbarschaft Mittagsrast. *Podica* flattert erschreckt über das Wasser hin, um sich unter das dichteste Gebüsch zu verstecken; Nachtreiher rauschen aus den Zweigen; Eisvögel, von dem kräftigen Riesenfischer (*Ceryle maxima*) bis zur winzigen, farbenschillernden *Corythornis cristata*, lauern auf Beute, dazu in den Bäumen und Buschwipfeln Glanzstare, deren Pracht man in der Wildnis bewundern muß, der schöne Helmvogel (*Gallirex chlorochlamys*), Paradiesfliegenfänger (*Terpsiphone*), Sonnenvögel (*Nectarinia*) usw.“ Nicht anders ist es in Südasien, am Murray-River in Australien, in Süd- und Mittelamerika. Die Säuger treten schon ihres nächtlichen Lebens wegen für den Beobachter sehr zurück; auch sind sie in viel geringerer Artenzahl Kostgänger des Süßwassers. Nur die Flußpferde (*Hippopotamus*) sind in den afrikanischen Seen und Flüssen bei Tage vielfach sichtbar; denn das Wasser ist ihr Ruheplatz, und des Nachts verlassen sie es, um am Lande zu äsen. — Dagegen gehören die Krokodile zu der regelmäßigen Staffage tropischer Flüsse und Seen, wo sie am Ufer oder auf Sandbänken träge in der Sonne liegen oder im Wasser ihrer Beute nachgehen.

Ein besonderes Gepräge tragen die Überschwemmungsgebiete[17]) der großen Flüsse meist an deren Unterlauf, die sich ja für einige Zeit, beim Zurücktreten der Überschwemmung in ein Sumpfgebiet verwandeln. Während der Überschwemmung, die z. B. an der unteren Donau $2^1/_2$—$3^1/_2$ Monate dauert und in Rumänien vom Eisernen Tor bis zum Schwarzen Meer 900000 ha Land unter Wasser setzt, gedeiht die Wasserfauna gewaltig. Wasserinsekten und ihre Larven, zahllose Wasserschnecken, Muscheln, Schwämme und Moostierchen, vor allem aber ganze Schwärme niederer Krebstierchen entwickeln sich, und sie alle kommen in erster Linie, unmittelbar oder mittelbar, den Fischen zugute. Viele Fische laichen im flacheren, wärmeren, langsamer strömenden Wasser des überschwemmten Gebietes ab; ungeheure Mengen von Fischbrut und Jungfischen sind daher auf den überschwemmten Wiesen und Feldern vorhanden. Wenn dann das Wasser zurückgeht, werden viele Fische in den übrigbleibenden Tümpeln abgeschnitten. Die Tümpel werden kleiner und kleiner, Fische und Fischchen drängen sich in ihnen immer mehr zusammen, bis schließ-

lich eine „gesättigte Fischlauge“ in ihnen enthalten ist. Das ist dann ein Fest für die Wasservögel — und wie *Falco eleonorae* auf den Cykladen zur Zeit des Herbstzuges brütet, so schreiten z. B. am unteren Amazonas[18]) die Mehrzahl der Wasservögel nach der Überschwemmung, im August und September, zur Brut, wenn ihnen der Tisch am reichsten gedeckt ist.

Das Überschwemmungsgebiet zeigt auch zur Zeit des Niederwasserstandes manche Besonderheiten. Zwar wird der Bestand an Säugern durch die Überschwemmung wenig beeinträchtigt; bei uns vermögen sie sich außer Hase und Iltis durch Schwimmen zu retten, selbst Maulwürfe schwimmen geschickt; nach dem Rückgange des Hochwassers besiedeln sie das freigewordene Gebiet wieder. Dagegen fehlen z. B. im Überschwemmungsgebiet des Amazonas, der Varzea, eigentliche Erdvögel[19]), während Baum-, Schwimm- und Stelzvögel nicht beeinträchtigt werden. Mehr Einfluß scheinen regelmäßig wiederkehrende Überschwemmungen auf Reptilien und Amphibien zu haben. Im Bereich der Donau-Überflutungen fehlen Eidechsen; nur amphibische Reptilien, wie Ringelnatter (*Tropidonotus*) und Sumpfschildkröte (*Emys*), kommen dort vor; die Amphibien scheinen nur durch Kröten vertreten zu sein. Für Landschnecken sind solche Gebiete ungünstig. Kobelt[20]) bringt die Armut Ägyptens an Landschnecken mit den Nilüberschwemmungen in Zusammenhang. Insekten, die als Puppen im Boden leben, fehlen in solchem Gelände; Schmetterlingsraupen, die auf Wiesen wohnen, überwintern gewöhnlich im Raupenzustande und können so der Überschwemmungsgefahr entgehen, nicht aber als bewegungslose Puppe[21]). Ameisen haben im Überschwemmungsgebiet ihre Nester nur selten in der Erde; meist verlegen sie diese in Bäume, so an der unteren Donau in den Mulm der Weidenstämme, im Amazonasgebiet hängen sie sie im Gezweig auf, höher als die Hochwassermarke. Ähnlich suchen hier andere Erdnister unter den Insekten, wie *Vespa vulgaris* und *V. germanica*, die höchsten Stellen der Wiesen für ihre Nester aus. Übrigens werden auch die Nisthöhlen der Eisvögel, Bienenfresser und Uferschwalben in den Uferböschungen so hoch angebracht, daß das Wasser sie nicht erreichen kann.

Wie so viele Lufttiere Kostgänger des Süßwassers sind und sich deshalb an seinen Ufern aufhalten und selbst ins Wasser hineingehen oder tauchen, so hat auch das Meer seine Kostgänger aus der Reihe der Luftbewohner, die sich an ihrer Nahrungsquelle aufhalten und verschieden weit einer amphibischen Lebensweise angepaßt sind. Amphibische Insekten fehlen im Meere fast ganz, nur Mückenlarven vermögen im Salzwasser zu leben; amphibische Schnecken gibt es nur sehr wenige. Unter den Wirbeltieren können die Lurche Salzwasser nicht vertragen. So kommen hauptsächlich Reptilien, Vögel und Säuger in Betracht für die Umbildung zu amphibischen Meeresbewohnern.

Meeresbewohner finden sich unter den Reptilien nur in den wärmeren, nicht in den kälteren Gürteln. Unter den Schildkröten sind die Meerschildkröten so dem Leben im Meere angepaßt, daß sie nur noch zur Eiablage an flachen Küsten ans Land kommen. Das Krokodil des

indischen Archipels (*Crocodilus biporcatus*) kommt nicht nur an der Mündung der größeren Flüsse, sondern auch auf kleinen isolierten Inseln z. B. den Cocos-Inseln, zeitweilig vor, wo es sich von Fischen und Holothurien, also Meerestieren, ernährt [22]). Zur Nahrungssuche gehen auch die Meerechsen der Galapagos-Inseln (*Amblyrhynchus cristatus*) ins Wasser, um Seetang zu fressen; sonst sind sie Lufttiere geblieben. Gelegentlich wird auch unsere Ringelnatter (*Tropidonotus*) im Meere gefangen [23]).

Die Vögel der Meeresküste sind, wie die am Süßwasser, Wat- und Schwimmvögel, mit den gleichen Anpassungen, vielfach die gleichen Arten oder doch nahe Verwandte. Nur kommen die großen Watvögel, wie Kraniche, Reiher, Störche, nicht an der Meeresküste vor; außer dem Flamingo (*Phoenicopterus*) der wärmeren Länder sind es nur kleinere Formen, besonders limicole Charadriiformes. Im Anschluß an diese Meeresvögel werden auch manche Raubvögel und Eiräuber zu Bewohnern der Küste.

Schwimmsäuger spielen im Meere eine weit größere Rolle als im Süßwasser. Außer dem Eisbären (*Ursus maritimus*) und dem Meerotter (*Latax*) sind es Ohrenrobben, Walroß und Seehunde und die Sirenen, die als dauernde und periodische Bewohner der Meeresküste in Betracht kommen.

Wie am Süßwasser so ist auch an der Meeresküste das Vogelleben am reichsten ausgebildet und tritt dem Beobachter am auffälligsten entgegen.

Das Meer bietet dort, wo flacher Strand vorhanden ist, den Vögeln täglich zur Zeit der Ebbe einen reich gedeckten Tisch. Wenn das Wasser zurückweicht, wird ein Gürtel des Meeresbodens von oft beträchtlicher Breite von Wasser entblößt und damit eine Menge von Tieren, die dort leben, den Nachstellungen der Vögel mehr oder weniger leicht zugänglich gemacht. Da begibt sich eine große Schar von Vögeln auf die Suche, um an der Oberfläche, in Sand und Schlick, unter Seegrasbüscheln und locker liegenden Steinen oder in den seichten, zurückbleibenden Pfützen Würmer, Krebschen, Schnecken, Muscheln und anderes Getier aufzulesen. Besonders reich ist die Ausbeute, wenn der Wind die Wellen gegen das Ufer treibt; da werden auch zahlreiche Schwimmtiere aufs Trockene gesetzt. Dann trippeln die suchenden Vögel hart am Rande des Wassers hin und weichen den Wellenzungen nicht aus, sondern lassen sich von ihnen vorübergehend emporheben. Wasserläufer (*Totanus*), Austernfischer (*Himantopus*), Steinwälzer (*Strepsilas*), Brachvögel (*Numenius*), Uferschnepfen (*Limosa*), Strandläufer (*Tringa*), Regenpfeifer (*Charadrius*) gehen so, jeder in seiner Weise, ihrer Nahrung nach; verschiedene Arten Möwen gesellen sich dazu; Enten durchschnattern die Wasserpfützen. Durch die zurückkehrende Flut verjagt, erheben sie sich in Scharen und fliegen landeinwärts, auf Wiesen, Viehweiden u. dgl. So pendeln sie zwischen Strand und Wiesenland hin und her, wie der Wechsel der Gezeiten ihnen gebietet [24]). In Nebenmeeren, wo die Gezeitenbewegung gering ist, wie in der Ostsee und im Mittelmeer, besonders der Adria, fehlt daher die Menge dieser Strandbewohner. An Steilküsten fehlen sie ebenfalls. Sand- und Schlick-

grund bieten die reichste Ausbeute, daher ist die Zahl der Vögel dort am größten; auf Geröllstrand sind sie spärlich, da fehlt die Nahrung Die Strandvögel sind zum großen Teil weltweit verbreitet, so daß der Sandstrand überall im allgemeinen das gleiche Bild bietet.

Die Geselligkeit der Küstenvögel, die ihnen durch ihre Zusammendrängung auf ein lineares Verbreitungsgebiet geradezu aufgezwungen wird, zeigt sich am eindringlichsten an ihren Brutplätzen. Kaum irgendwo findet man eine gleiche Fülle sich drängenden Lebens auf so engem Raum zusammen. Diese Brutplätze sind in verschiedenen Gegenden ungleich, je nach den äußeren Bedingungen und dem Wesen der dort hausenden Arten: in der Arktis anders als in der Antarktis, und wieder anders in den Tropen.

Am längsten bekannt und berühmt und am besten erforscht sind die Brutplätze der Vögel im Nordmeer. Das arktische Meer ernährt aus seinem Reichtum an Wassertieren eine überaus reiche Menge von Stelzvögeln und besonders von Schwimmvögeln. Doch nur verhältnismäßig wenige von diesen leben ganz und hauptsächlich von Fischen; einige, wie *Larus glaucus*, sind Räuber und Nestplünderer; die Mehrzahl aber sind Planktonfischer; so nähren sich z. B. die Lummen (Gattung *Uria*) in gewissen Jahreszeiten (Februar, März) hauptsächlich von *Mysis*-Arten, die Seeschwalben (*Sterna*) von kleinen Flohkrebsen. Damit hängt es auch zusammen, daß es vorwiegend Tauchvögel sind, die hier vorkommen; denn zur Zeit der Schneeschmelze bedeckt sich die Meeresoberfläche mit dem spezifisch leichterem „süßen" Schmelzwasser des Eises, und die stenohalinen Planktontiere kommen unmittelbar an der Oberfläche nicht vor. Aber nicht überall und immer findet sich in diesen Meeren Nahrungsüberfluß. Im Frühjahr und Sommer ist zwar der Tisch gut gedeckt; in der kalten Zeit jedoch wird die Nahrung oft knapp, und so sind auch viele der arktischen Meeresvögel zu Allesfressern geworden. Die Möwen verschlingen selbst die tranreiche Losung des Eisbären und die Reste der Mahlzeiten des Eisfuchses; der Eissturmvogel (*Fulmarus glacialis*) frißt alles Verdauliche, was Land und Meer bietet, neben Fischen und Planktontieren auch Aas, selbst Pflanzen[25]). Zur Brutzeit sind die Vögel nicht gleichmäßig über die Küsten verteilt, sondern wählen sich solche Stellen aus, die ihnen besonders günstige Bedingungen bieten: eisfreies, nahrungsreiches Meer, Schutz vor Sturm, reichliche Sonnenbestrahlung; besonders wichtig ist gerade zur Brütezeit der Schutz vor Raubsäugern, d. h. in der Hauptsache vor dem Eisfuchs (*Canis lagopus*), diesem „Überall und Nirgends nordischer Schneewüsten", der über das Wintereis bis zu den höchsten Breiten (85°, Nansen) hinaufwandert. So sind z. B. einige Gegenden von Westgrönland überreich an brütenden Meeresvögeln, während Nordostgrönland wegen seiner Eisverhältnisse ungünstig ist[26]); die Westküste Spitzbergens, die vom Golfstrom bespült wird, ist weit bevorzugt vor der Ostküste, und dort, sowie auf der Bäreninsel, sind es wiederum die Süd- und Westabhänge, die gegen die rauhen Nord- und Ostwinde geschützt sind, wo sich die Massen der brütenden Vögel ansiedeln[25]). Ja die Besiedlung der Brutplätze kann in verschiedenen

Jahren am gleichen Orte ungleich sein; im König-Karlsland fand Walter im Jahre 1889 bei ungünstigen Eisverhältnissen nur 9 Arten, 1898 Römer und Schaudinn 21 Arten Meeresvögel.

Als Brutstelle wählen die arktischen Meeresvögel entweder steile Felswände, die aus dem Meere aufsteigen, oder Inselchen, die dem Festland oder größeren Inseln vorgelagert sind; sie werden als „Vogelberge" bzw. „Vogelinseln" bezeichnet[27]). Die Felswände sind Raubsäugern stets unzugänglich, die Inselchen wenigstens dann, wenn das Eis getaut ist; deshalb beziehen die Eiderenten ihre Brutinseln erst dann, wenn das Eis ringsum unterbrochen ist. Die Bewohner der Felswände einerseits, der Inselchen (Holmen) andererseits sind nicht die gleichen; man kann die Meeresvögel der Arktis geradezu in Felsenbrüter und Inselbrüter einteilen[27]).

Die Vogelinseln oder Vogelholme des Nordens sind im Sommer dicht mit brütenden Vögeln bevölkert (Abb. 123). Die Hauptmasse



Abb. 123. Vogelinsel: Eiderholm in Südwest-Island. Nach B. Hantsch.

der Brutvögel bilden die Eiderenten (*Somateria mollissima* und *S. spectabilis*), die dort, wo sie von Menschen nicht gestört werden, oft so dicht nebeneinander auf ihren Nestern sitzen, daß man nicht gehen kann, ohne auf sie zu treten[28]). Dazu kommen Bernikelgänse (*Bernicla brenta*), Strandläufer (*Tringa*), Odinshühnchen (*Phalaropus fulicarius*) und Seeschwalben (*Sterna arctica*). Alle diese wohnen hier einträchtig nebeneinander und suchen in den flachen Sunden und Buchten ihre Nahrung[27]).

Die Vogelberge sind gewöhnlich steil aus dem Meere aufsteigende Klippen und Vorgebirge, die zur Brutzeit von einer an Artenzahl meist geringen, an Stückzahl dagegen oft ungeheuren Menge von Meeresvögeln bewohnt werden (Abb. 124). Alle Unebenheiten, Kanten und Absätze der Felsen sind mit Vögeln besetzt, oft so dicht wie die Wand einer Apotheke mit Porzellanbüchsen. Manchmal brüten nur wenige verwandte Arten auf dem gleichen Berg, z. B. in Spitzbergen, während die Bewohner der Bäreninsel z. B. eine recht gemischte Gesellschaft sind[27]). Am Godthaabs-Fjord, Westgrönland, ist

der gewaltige Möwenfelsen „Inuyatub“ mit *Larus leucopterus, L. glaucus* und *Rissa tridactyla* besetzt, während anderswo fast nur Lummen brüten[29]). Meist hat jede Art ihre Besonderheiten. Hantsch[29]) findet auf der Insel Grimsey bei Island oben am Rande der 100 m hohen Felswände die Papageitaucher (*Fratercula arctica*); in etwas geschützten Vertiefungen brüten Eissturmvögel (*Fulmarus glacialis*); Dreizehenmöwen (*Rissa tridactyla*) bewohnen in großer Menge den oberen Teil der Vogelberge, während die Alken (*Alca torda*) und Lummen (*Uria lomvia*, seltener *U. troille*) die Hauptfläche bedecken; der kleine Krabbentaucher (*Plotus alle*) legt sein Ei zwischen die abgestürzten, mächtigen Geröllbrocken am Grunde der Felsen. Vielleicht die reichsten Brutplätze sind die Vogelberge auf der Häreninsel. „Die unermeßlichen



Abb. 124. Vogelberg: Brutkolonie des Tölpels (*Sula bassana*) an den Bass Rock Cliffs, Schottland. Aus Meerwarth und Soffel.

Massen der Vögel lassen nicht im entferntesten eine Schätzung ihrer Zahl zu. Der Vergleich mit Bienen- und Mückenschwärmen genügt nicht, um eine Vorstellung von der Menge der Einzelwesen zu geben. Hier müssen nicht Beispiele aus dem Tierleben, sondern solche aus der anorganischen Welt herangezogen werden: Schnee- und Hagelfälle, Sturmessausen und Lawinenstürze sind bessere Vergleichsobjekte“.[27]) „Sie verbergen die Sonne, wenn sie auffliegen; sie bedecken die Schären, wenn sie sitzen; sie übertäuben das Donnern der Brandung, wenn sie schreien; sie färben die Felsen weiß, wenn sie brüten“ (Faber).

Die meisten Bewohner der Vogelberge, insbesondere die Alken (*Alca, Uria, Fratercula, Cephus, Alle*) legen ihr Ei ohne Nest, unmittelbar auf den Boden. Dafür haben sie wenige, nur 1 oder 2 Eier und können diese in ihren Brutfleck so hineindrücken, daß sie allseits

von Federn umgeben sind; das Nest liegt sozusagen auf dem Körper der Eltern. Treibt man den Vogel rasch auf, so reißt er gewöhnlich das Ei mit fort[29]). Die Brutflecken liegen hinten am Bauch, nahe den Beinen; daher ist die Haltung dieser Vögel beim Brüten aufrecht, nicht sitzend wie bei eierreichen Vögeln. Bei den Möwen allerdings wird ein Nest gebaut, in das dann meist 3 Eier gelegt werden. Die Jungen, die Nesthocker sind, können bei ihrer ganz geringen Zahl von beiden Eltern sehr reichlich mit Futter versorgt werden. „Die Fettlage, die die Jungen bedeckt, beweist dies so wie ein Blick auf die Vogelberge. Welches Leben, welches Schwärmen, wie die Bienen im Bienenstock, welche Verbindung zwischen dem Meere und dem Felsen unterhalten diese Vögel in der Brutzeit! Dort stürzt sich eine *Uria lomvia* oder *Alca torda* ins Meer, um Futter zu holen; hier heben sich *Fratercula arctica*, *Uria troille* und *Fulmarus glacialis* vom Meere her hoch in die Felsen hinauf, um Futter zu bringen. Den ganzen Tag, vom Morgen bis zum Abend, sind sie mit Ausübung dieser Pflicht beschäftigt. ... Sie lassen sich keine Zeit zum Fressen, und sie selbst werden ... mager und abgezehrt.“ So sind dann die Jungen beim Eintritt der kalten Jahreszeit gut ausgerüstet, dem Schrecken des nordischen Winters Trotz zu bieten.

Die Vögel der Holme haben freilich zum Teil ganz entgegengesetzte Eigentümlichkeiten. Die Enten, insbesondere Tauchenten, und Gänse haben zahlreichere Eier, aber dafür ein auf pflanzlicher Unterlage mit Dunen warm gefüttertes Nest und üben keine derartige Brutpflege wie Alken, Möwen und Sturmtaucher. Die Jungen sind Nestflüchter und sorgen sich unter Führung der Mutter oder beider Eltern sehr bald selbst für Futter. Aber bei Tauchenten und Schwänen sind die Eier recht groß und dementsprechend die ausschlüpfenden Jungen weit voran in der Entwicklung.

Manche der nordischen Meeresvögel brüten nicht am Gestade des Meeres, sondern an Süßwasserteichen und -seen, in geringerer oder größerer Entfernung vom Meere. Das gilt einerseits für die Taucherarten (Colymbiformes), andererseits für die meisten Enten — die Eiderente bildet darin eine Ausnahme. Bei den Tauchern, auch den Seetauchern (*Urinator*) werden die Eier unmittelbar am und selbst auf dem Wasserspiegel auf Pflanzenunterlage untergebracht; das wäre am Meeresufer nicht möglich ohne Gefährdung der Eier und Jungen durch Gezeiten, Kalbwellen und treibendes Eis.

„Im Winter, wenn sich das Eis in die Fjorde und Straßen zwischen den Polarinseln legt und Kälte und Dunkelheit eintritt, sind die Lebensbedingungen hier nicht länger günstig und die Vögel verschwinden. Einige davon, wie *Fulmarus glacialis*, zerstreuen sich über die ganze Fläche des nordischen Meeres; man trifft sie dann vereinzelt überall. Solche arktische Vögel, die eine große Tauchfähigkeit besitzen und so ihrer Beute in die Tiefe folgen können, vor allem dem Kapelan (*Mallotus villosus*), sammeln sich gegen den Herbst und im Winter um die Fischzüge und folgen diesen (*Uria lomvia, U. grylle*). Ein großer Teil der arktischen Vögel wandert im Laufe des Winters die ganze

norwegische Küste entlang; so werden die Fjorde des Westlands und Ostlands und die Schären in Massen von *Uria lomvia* besucht, die Sommers hier ganz fehlen"[30]). Die Wasser- und Strandläufer und andere Charadriiformes aber ziehen als echte Zugvögel viel weiter südwärts.

Die Vogelbrutplätze der Antarktis sind denen der Arktis in vielen Dingen ähnlich. Vor allem erinnert die Menge der hier versammelten Vögel an die Vogelberge und Vogelholme des Nordens; aber die Mannigfaltigkeit der Arten ist viel geringer. Das ist wohl die Folge der weit ungünstigeren Bedingungen, die im antarktischen und subantarktischen Gebiet herrschen. Wie der Winter hier viel weniger kalt ist, so ist auch der Sommer viel weniger warm; ständig bedeckter Himmel verhindert auch bei langdauerndem Tage stärkere Erwärmung, und fast beständige Luftbewegung macht die niedere Temperatur für



Abb. 125. Brutplatz des Pinguins *Eudyptes chrysolophus* auf St. Paul. Nach C. Chun.

homöotherme Tiere noch fühlbarer. Das bewirkt eine schärfere Auslese der Formen, die dort ausdauern können. Da in der Antarktis keine vierfüßigen Räuber, wie der Eisfuchs, vorkommen, gegen die sich die Brutvögel sichern müssen, liegen die Brutplätze nicht auf kleinen, flachen Inselchen oder an steilen Abhängen. Bedingung ist nur, daß der Platz, wenigstens für den größeren Teil des Sommers, von Schnee und Eis frei ist. Solche Orte sind in der Antarktis gar nicht so häufig. Nur einige Strandabschnitte und Inseln liegen so, daß sich auf ihnen kein Gletscher bilden kann. Dort wird der meiste Schnee von den heftigen Stürmen fortgeweht, und was davon etwa übrigbleibt, schmilzt im Frühjahr. An solchen Stellen wird nicht nur das einigermaßen ebene Vorland, sondern auch höher gelegene Terrassen mit Brutplätzen besiedelt (Abb. 125); steilere Abhänge aber werden gemieden[31]).

An solchen Stellen kann während des Sommers ein reges Vogelleben herrschen. Hauptbrutvögel sind die Pinguine. Sie kommen zwar an der Westküste von Südamerika ziemlich weit gegen den Äquator zu vor, sind aber doch in der Hauptsache auf die südpolaren Gebiete beschränkt, derart, daß die Südspitzen der Festländer noch eine Strecke weit von ihnen bewohnt werden (vgl. S. 393). Sie sind in vieler Beziehung den Alken ähnlich, durch konvergente Anpassung; denn eine nahe Verwandtschaft zwischen beiden Gruppen besteht nicht. Wie diese sind sie geschickte Taucher mit stark verkürzten Flügeln, die beim Schwimmen unter Wasser als Ruder dienen, aber bei ihnen zum Fliegen überhaupt nicht mehr brauchbar sind (wie ja auch bei dem ausgerotteten Riesenalk *Alca impennis* des Nordens). Das enganliegende fettige Gefieder und die weit hinten eingelenkten kurzen Beine geben ihnen ein ähnliches Aussehen beim Sitzen. Wie die Alken haben sie nur 1(—2) Eier und bebrüten diese, indem sie sie in eine federfreie Brutfalte hinten am Bauche hineindrücken und mit den Füßen von unten schützen (Abb. 126). Diese ausgezeichnete Sicherung des Eies gegen Abkühlung ermöglicht es, daß *Aptenodytes forsteri*, der Kaiserpinguin, mitten im Winter brütet; er legt das Ei Ende Juni, das Junge schlüpft Anfang September aus[32]). Die Pinguine ernähren sich von Fischen, Tintenfischen, Planktonkrebsen u. a., die sie tauchend erbeuten, *Pygoscelis adeliae* z. B. zeitweise vorwiegend von Euphausien. Die Brutplätze verraten sich schon von weitem durch ihren durchdringenden Geruch nach Fischen und Ammoniak; bei dem Adelie-Pinguin sind sie rot gefärbt durch das Pigment der Euphausien im Kot der Vögel. Zu Beginn des Winters veröden die Brutplätze; die Pinguine ziehen hinaus auf das Meer, an die Grenze des Packeises. Manche Arten wandern weiter nordwärts, wie *Pygoscelis adeliae*; dieser kehrt zu seinen Brutplätzen nicht vor Anfang der neuen Fortpflanzungszeit zurück, auch wenn die Eisverhältnisse es erlauben würden[33]).



Abb. 126. Brütende Pinguine (*Aptenodytes patagonica*). Nach R. C. Murphy.

Zusammen mit den Pinguinen nisten oft noch andere Vögel. Die Raubmöwe (*Megalestris*) und der kleine Scheidenschnabel (*Chionis alba*) wohnen dort und treiben planmäßig Eiraub bei den Pinguinen; dort brütet der gewaltige Riesensturmvogel (*Ossifraga gigantea*); auch Kormorane (*Phalacrocorax atriceps*) schließen sich ihnen an. Die höchsten, unzugänglichsten Bergwände dagegen wählen sich drei Sturmvögel (Procellariinae) zu Nistplätzen: *Pagodroma nivea*, *Thalassoeca glacialoides* und *Daption capensis*, die Kaptaube[33]).

Etwas anders gestalten sich die Brutstätten der Meeresvögel in den heißen Gegenden. Wiederum sind es kleine Inseln, sonst meist unbewohnt, zu denen die Vögel aus weitem Umkreis zusammenströmen,

oft in ungeheuren Massen, wenn weit und breit keine Brutgelegenheit ist. Aber sie kommen nicht alle zugleich, wie in den polaren Gebieten; denn hier ist kein so scharfer Unterschied zwischen warmer und kalter Zeit vorhanden. Vielmehr wird derselbe Ort oft nacheinander von verschiedenen Vogelarten benutzt, So kommen auf der Insel Laysan (Pazifik, 26° nördl. Br.) 16 Arten brütende Meeresvögel vor; aber sie lösen sich ab und verteilen sich über das ganze Jahr: im Juli und Anfang August brüten Tropikvogel (*Phaëton*) und Seeschwalbe (*Haliplana*); pünktlich zwischen 15. und 18. August kommen die blauen Sturmtaucher (*Oestrelata hypoleuca*) an, um im Oktober den Albatrossen (*Diomedea*) das Feld zu räumen, die in solchen Mengen eintreffen, daß kein



Abb. 127. Brutplatz von *Sterna fuliginosa* auf Ascension. Alle Vögel sitzen mit dem Schnabel gegen den Wind, daher ausgerichtet. Nach E. v. Drygalski.

Fleckchen Erde unbesetzt bleibt und viele wieder abziehen müssen, weil es an Platz fehlt [34]). Damit hängt es vielleicht zusammen. daß für manche dieser Meeresvögel die Brütezeit je nach den Brutorten wechselt. So brüten die Sturmtaucher (*Puffinus assimilis godmani*) in Tenerife von Februar bis April, in Porto Santo (Madeira) von März bis Mai, in Montaña Clara (Canaren) Mai und Juni; ähnliches gilt für den Sturmsegler (*Oceanodroma castro*) [35]). Solche Brutstätten erinnern in manchem an die nordischen Vogelholme. Eier und Junge bedecken oft so dicht den Boden, daß es stellenweise unmöglich ist, den Fuß niederzusetzen, ohne einige zu zertreten. Einen eigenartigen Eindruck macht es, daß sich die brütenden Vögel oft alle in gleicher Richtung ordnen; sie sitzen mit dem Schnabel gegen den Wind, da ihnen sonst das Gefieder aufgeblasen würde (Abb. 127). Das beständige Ab- und Zufliegen der fütternden Alten vermißt man auf diesen Vogelinseln der Tropen und

Subtropen. In diesen warmen Gegenden ist das Nahrungsbedürfnis wesentlich geringer (vgl. S. 399) und die Zeit für das Heranwachsen der Jungen nicht so beschränkt. So ist es möglich, daß diese Meeresvögel ihr Junges (sie legen allermeist nur ein Ei) nur einmal am Tag füttern, und zwar zu bestimmter Stunde: mit pedantischer Pünktlichkeit kommen die Eltern mit gefülltem Kropf vom Meere zurück, das Junge zu atzen, auf Laysan der Albatros und die Seeschwalbe zwischen 3 und 4 Uhr nachmittags, der Tropikvogel zwischen 9 und 10 Uhr vormittags.

Noch einer Besonderheit der Brutinseln in den heißen Gegenden sei gedacht: der Bildung von Guano. Wo Niederschläge spärlich sind oder ganz fehlen, wie auf den kleinen Inseln nahe der peruanischen Küste, wo der Wind von dem kühlen Meer gegen das glühende Land weht, da häufen sich im Laufe der Zeiten die Exkremente der Vögel, von der Glut der Tropensonne getrocknet, zu Schichten auf, die z. B. auf den Chincha-Inseln (Peru) eine Mächtigkeit von 7—30 m haben; der Stickstoff der Exkremente wird bei dem Mangel an Feuchtigkeit nicht als NH_3 abgegeben, sondern bleibt dem Guano erhalten. In den Jahren 1851—1872 wurden von den Chincha-Inseln über 10 Millionen Tonnen hochgradigen Guanos gewonnen. Ähnliche Guanolager finden sich an der Südwestküste von Afrika. Die hauptsächlichsten Guanoproduzenten sind auf den peruanischen Inseln ein Kormoran (*Phalacrocorax bougainvillei*) und ein Pelikan (*Pelecanus thagus*) und nächstdem die Tölpel (*Sula*-Arten). Auf der Südinsel der Chincha-Gruppe bedeckt eine Brutkolonie des Kormorans 60 000 m^2, und auf jedem m^2 stehen etwa drei Nester, so daß hier 360 000 erwachsene Vögel beisammen sind. Auf anderen Inseln überwiegen Pelikane oder Tölpel. Auf manchen dieser Inseln graben höhlenbrütende Sturmtaucher (*Puffinus*) oder Pinguine (*Spheniscus demersus humboldti*) ihre Bruthöhlen in den Guano hinein. Als Nesträuber kommen *Larus dominicanus* und die Gallinazos (*Cathartes aura*, *Coragyps foetens*) mit ihnen vor[36]).

In anderer Weise entsteht die als „Guano" gewonnene Masse auf Koralleninseln dort, wo es nicht an Regen fehlt, so auf Laysan oder manchen Koralleninseln der Südsee. Die Dungmassen der Meeresvögel werden ausgelaugt vom Regen, der beim Versickern den darunterliegenden Kalksand und Kalkstein imprägniert, so daß sich eine geruchlose Gesteinsmasse mit großem Gehalt an phosphorsaurem Kalk bildet[37]). In den polaren Gegenden jedoch werden die dem Ozean entstammenden Dungstoffe durch Regen und Schmelzwasser zum größten Teil diesem wieder zugeführt.

Das Säugetierleben an den Meeresküsten ist im allgemeinen weniger auffällig als das Vogelleben und gewinnt für das Landschaftsbild nur dort größere Bedeutung, wo sich Mengen von Ohrenrobben auf ihren Brunstplätzen zusammenfinden. Bemerkenswert ist das spärliche Vorkommen echt amphibischer Säuger in den Meeren der Tropen und Subtropen. Nur sekundäre Wassertiere unter den Säugern, Delphine, manche Wale und Sirenen, kommen reichlicher in den Tropenmeeren vor; die amphibischen Säuger dagegen, Eisbär und Seeotter, Walroß, Ohrenrobben und Robben, sind im allgemeinen auf die kalten

Meere beschränkt. Eine Ausnahme macht die Westküste Amerikas mit den kalten Strömungen, die an ihr entlang von den Polen gegen den Äquator streichen und auch zwischen den Wendekreisen eine Wassertemperatur von 16—17° behalten. Dort kommen Ohrenrobben auf den peruanischen Inseln, den Galápagos-Inseln und in Kalifornien vor. Ebenso ist es mit den Tauchvögeln: Pinguine, Taucher (Colymbiformes), Alken, Tauchenten fehlen sonst den Tropenmeeren; aber auf den Galápagos-Inseln unter dem Äquator und an der peruanischen Küste nordwärts bis zu den Lobos-Inseln (7° südl. Br.) kommen Pinguine vor (S. 393).

Der Eisbär ist beinahe ganz Land- oder Eistier; aber immerhin ist er ein vorzüglicher Schwimmer, der das Wasser nicht scheut und weite Strecken darin zurücklegt. Er ist auf die Arktis beschränkt und kommt rings um den Pol vor. Seine Hauptbeute, die Robben, fesseln ihn an die Eiskante und das Treibeis; überall wo Eis und Robben in der Arktis vorhanden sind, kommt auch der Eisbär vor, und mit dem Rückgange der Beutetiere nimmt auch der Räuber ab. — Auf den nördlichen Pazifik beschränkt ist der Seeotter (*Latax lutris*), der bis zur Inselkette der Aleuten und Beringsinseln reicht und an der amerikanischen Küste weiter südwärts geht (bis 28° nördl. Br.) als an der asiatischen. Durch die Umbildung der Hinterfüße zu Rudern ist er noch mehr als der Fischotter dem Wasserleben angepaßt. Im Meere findet er seine Nahrung, Krebstiere, Muscheln, kleine Fische. Er kommt aber auch gern zur Küste, um sich auszuruhen und zu sonnen.

Ein entschiedener Küstenbewohner ist das in der Arktis zirkumpolar verbreitete Walroß (*Rosmarus rosmarus*). Es ist eine „litorale Treibeisform" (Collett) und hält sich in den Grenzen des um die Inseln gelagerten festen oder angetriebenen Packeises. Da seine Nahrung zum großen Teil aus Muscheln besteht, die es am Meeresgrunde mit seinen Hauern losmacht (*Saxicava*, *Mya*, *Cardium*), verlangt es verhältnismäßig flaches Wasser und fehlt deshalb an den Steilküsten Grönlands. Im Winter hält sich das Tier ununterbrochen im Wasser, wo es vor Frost geschützt ist; im Sommer dagegen weilt es viel am Lande und auf dem Eis, besonders zur Brunstzeit, und ist dann behaart, während es im Winter kahl ist. Seine Ernährungsweise gestattet geselliges Vorkommen; früher war es so häufig, daß auf der Bäreninsel im Jahre 1667 in wenigen Stunden 900 Stück erlegt werden konnten; jetzt ist es in größerer Zahl nur noch in dem schwer zugänglichen nordischen Inselgebiet vorhanden.

Am meisten ans Wasserleben angepaßt sind die Ohrenrobben (Otariiden) und die Seehunde (Phociden). Immerhin trifft man sie in bestimmter Regelmäßigkeit am Lande und auf dem Eise, wo sie ruhen und sich sonnen, und wo sie sich vor allem zur Zeit der Geburt der Jungen und zur Brunst längere Zeit ständig aufhalten. Die Orte, die sie dazu auswählen, sind verschieden, entsprechend ihrer verschiedenen Bewegungsfähigkeit auf festem Boden. Bei den Ohrenrobben vermögen die Gliedmaßen den Körper noch leidlich zu tragen, obgleich sie durch die Umbildung zu Flossen sehr verändert sind; sie sind nicht unmittel-

bar an die Küste gebunden, sondern können sich eine Strecke weit ins Land hineinbegeben und sind behende Kletterer, die auch steilere Felsgestade erklimmen können, wie z. B. *Eumetopias californianus* an den bekannten Klippen vor dem „Klippenhause“ bei San Francisco. Die Seehunde dagegen sind am Lande sehr ungeschickt, weil ihre nach hinten gerichteten flossenartigen Hintergliedmaßen für eine Stützung des Körpers völlig versagen. Sie bewegen sich auf dem Lande schwerfällig schlängelnd oder spannerartig; zu klettern vermögen sie gar nicht. Sie verlangen daher flachen Strand oder niedriges Eis und bleiben stets in unmittelbarer Wassernähe. Wenn man die Klappmütze (*Cystophora*) auch auf Eisbergen trifft, deren Rand $1\frac{1}{2}$—2 m senkrecht abfällt, so kann man nur annehmen, daß sie sich mit einem starken



Abb. 128. Brunstplatz der Pelzrobbe *Callorhinus ursinus* auf den Prybiloff-Inseln. Nach D. Star Jordan aus F. Doflein.

Ansturm aus dem Wasser hinaufgeschnellt hat, wie das auch Pinguine tun können.

Zur Fortpflanzungszeit machen die Robben zum Teil weite Wanderungen zu ihren Brunstplätzen, an denen sie sich oft in großen Mengen versammeln. Besonders auffällig sind die großen Scharen der polygamen Ohrenrobben, die an ihren Brunstplätzen („rookeries“) für das Landschaftsbild ebenso bestimmend wirken wie Pinguine oder Kormorane. Am besten sind durch die Forschungen der Amerikaner[38]) die Brunstplätze der Pelzrobben (*Callorhinus ursinus*) auf den Prybiloff-Inseln (Beringsmeer) bekannt (Abb. 128). An einem sanften, felsbesäten Abhang, der in einen steinigen Strand übergeht, drängen sich die geselligen Tiere in dichten Massen zusammen. Die Lebenseinheiten an diesen Plätzen

sind die Harems, je aus einem gewaltigen alten Bullen mit einer Anzahl Kühen, im Durchschnitt 30, bestehend. Die Brunstplätze sind lange Bänder aneinander gereihter Harems. Die Kühe werfen binnen 2 Tagen nach der Ankunft (Anfang Mai) auf dem Brunstplatz ihr Junges und werden nach weiteren 5 Tagen brünstig. Nach nochmals 5—6 Tagen kann die Mutter das Junge verlassen und zur Nahrungssuche ins Meer gehen, wo sie jedesmal 3—4 Tage bleibt. Damit entwickelt sich dann ein reger Verkehr am Brunstplatz. Die jüngeren ♂, die Junggesellen (3—4 Jahre) und die Halbbullen (5—6 Jahre), haben besondere Lagerplätze, oft etwas weiter landeinwärts. Die etwa 5 km langen Brunstplätze Vostochni und Morjovi auf der St. Paul-Insel waren 1896 von über 100000 Pelzrobben bevölkert. Im November beginnt der Brunstplatz sich zu leeren; zuerst ziehen die ♀ südwärts; die ♂ folgen erst zu Anfang Dezember und gehen nicht so weit nach Süden. Damit hat für *Callorhinus* das Landleben ein Ende, während *Eumetopias* auch außerhalb der Fortpflanzungszeit noch zeitweilig das Land aufsucht. — Die Seehunde sind monogam, sammeln sich nicht in so großen Scharen und haben weniger auffällige Brunstplätze. Manche von ihnen unternehmen zur Fortpflanzungszeit große Wanderungen. *Phoca groenlandica* z. B. zieht zu bestimmter Zeit von Grönland, Spitzbergen und Nowaja Semlja nach dem Jan Mayen-Eise, um dort ihre Jungen zu werfen. Dagegen fehlen solche Wanderungen bei *Phoca barbata* und der Klappmütze (*Cystophora cristata*)[39].

Literatur.

1) W. Kobelt, Conchylienbuch, Nürnberg 1876, S. 134. — **2)** *Brehms Tierleben, Amph. u. Rept. 1, S. 395. — **3)** *Sarasin, Celebes 2, S. 48. — **4)** H. Schubotz, 43. Ber. Senckenb. Ges., S. 336ff. — **5)** A. Voeltzkow, Ausland 1890, S. 544. — **6)** *Brehms Tierleben, Vögel 2, S. 249. — **7)** J. F. Naumann, AfNatg. 3^1, S. 69—110. *Brehm, Vorträge, S. 449ff. *v. Mojsisovics, Österr.-ungar. Tiefebene, S. 288—306. — **8)** *Sahara, S. 62. — **9)** *Island, S. 54ff. — **10)** F. Aichele, Soc. entomol. 34, S. 42f. K. Bartsch, Entom. Mitt. 10, S. 11—15. M. Schlott, Blätt. Aqu. Terr.-kde. 32, S. 41—43. H. Gams, Naturw. Wschr. N.F. 20, S. 414ff. A. Portmann, Die Odonaten v. Basel. Diss. Basel 1921, S. 19f. *Pax, Tierwelt Schlesiens, S. 242f. — **11)** F. Ettinger, Verh. Zool.-bot. Ges. Wien 7, S. 71—78. E. Rössler, Verh. 5. intern. Ornithol.-Kongr. Berlin 1910, S. 224—232. — **12)** *Nehring, Tundren und Steppen. *Brehm, Vorträge, S. 27—47. A. Jacobi, Geogr. Zeitschr. 25, S. 245—262. — **13)** *v. Middendorf, Sibirien, S. 1117f. — **14)** Mitt. Natw. Ver. Steiermark 1885, S. 113f. — **15)** *Tierleben 1. Aufl. Vögel 2, S. 554f. — **16)** Von Sansibar zum Tanganjika. Leipzig 1888, S. 79f. — **17)** G. Antipa, Verh. Int. Zool. Kongr. Graz 1910, S. 163—208. — **18)** G. Hagmann, ZJb. Syst. 26, S. 17. — **19)** E. Snethlage, J. f. Ornith. 61, S. 469—539. — **20)** *Studien 1, S. 96. — **21)** A. Seitz, Entom. Rundschau 34, S. 20. — **22)** *v. Martens, Ostasien 1, S. 322. — **23)** Böse, Zool. Anz. 20, S. 255. J. Guérin-Ganivet, Bull. Inst. Oc. Monaco Nr. 132. — **24)** F. v. Droste, Zool. Gtn. 11, S. 18—24. *Hantsch, Island, S. 60ff. — **25)** F. Römer und F. Schaudinn in *Fauna arctica 1, S. 81. H. Schalow in *Fauna arctica 4, S. 96,

94. — 26) G. Kolthoff, Kgl. Svenska Vet. Ak. Handlingar 36, Nr. 9. — 27) F. Römer und F. Schaudinn in *Fauna arct. 1, S. 16 u. a. — 28) *v. Middendorf, Reise 4, S. 787 Anm. — 29) *Hantsch, Island, S. 65; S. 126. — 30) J. Hjort, Fiskeri und Hvalfangst, Bergen 1902, S. 38. — 31) K. Andersson in *Wiss. Erg. Schwed. Südpol-Exp. 5^2, S. 29. — 32) Wilson, Nature 77, S. 34. Gain, Ann. Rep. Smithson. Inst. 1912. — 33) K. Andersson in *Wiss. Erg. Schwed. Südpol-Exp. 5^2, S. 26; S. 54. — 34) *Schauinsland, Laysan, S. 50—52. — 35) *Hartert, Vögel, S. 1422, 1415. — 36) R. E. Coper, Proc. U. S. Nat. Mus. 56, S. 449—511. — 37) *Schauinsland, Laysan, S. 19f. E. Graeffe, Vierteljahrsschrift Natf. Ges. Zürich 9, S. 205—217. — 38) D. Star Jordan, The Fur Seals and Fur Seal Islands of the North Pacific Ocean. Washington 1898. Bd. 1. — 39) H. Trautsch, Biol. Cbl. 18, S. 313—335, 357—376.

XXIV. Die Tierwelt des Hochgebirges.

In den Gebirgen ändert sich das Gepräge der Tierwelt ebenso wie das der Pflanzenwelt mit der zunehmenden Erhebung über den Meeresspiegel. Die Mittelgebirge und die tieferen Stufen der Hochgebirge beherbergen, soweit sie mit Wald bewachsen sind, eine Fauna von Waldtieren, die wenig von denen der Ebene abweichen; wenn die zunehmende Annäherung der Bedingungen für den Waldwuchs an das Pessimum nur noch einförmige Nadelholzwälder gedeihen läßt, wird auch die Tierwelt entsprechend eintöniger. Erst wo infolge der niederen Temperatur und der kurzen Dauer des Sommers der Baumwuchs ganz aufhört, sind auch für die Tierwelt neue eigenartige Verhältnisse vorhanden, die auf ihre Zusammensetzung einen wesentlichen Einfluß haben: es tritt die Hochgebirgsfauna auf.

Die Stufe jenseits der Baumgrenze wird als alpine Stufe bezeichnet. Schon manche Kuppen und Kämme der Mittelgebirge, wie der Brocken im Harz, die höchsten Erhebungen des Schwarzwaldes, der Grat des Riesengebirges ragen aus der Baumregion heraus. Viel auffälliger aber werden die Besonderheiten dort, wo die Gipfel mit „ewigem“, auch im Sommer nicht ganz schwindendem Schnee bedeckt sind und sich von ihnen Gletscher in die Täler erstrecken. Man teilt diese baumlose Stufe des Hochgebirgs, von der Baumgrenze aufwärts bis dahin, wo die letzten schneefreien Flecken in die Schneebedeckung der Höhen eingesprengt sind, in eine Anzahl von Unterabteilungen. Der Baumgrenze schließt sich die Strauchstufe an, mit Krummholz, Alpenerlen, Alpenrosen und anderem Strauchwerk. Dann kommt die Wiesenstufe, bis zur oberen Grenze zusammenhängender Wiesenbestände. Das Gebiet der bleibenden Schneeflecken und der vereinzelten, von Schnee umgebenen Rasenflecken wird als subnivale Stufe bezeichnet, und dieser folgt dann die Schneestufe oder Nivalstufe.

Die untere Grenze der alpinen Stufe, die Baumgrenze, liegt in verschiedener Meereshöhe je nach den Klimagürteln, denen die Gebirge

angehören, und je nachdem wir Nord- oder Südhang ins Auge fassen. In Tibet reichen die höchsten Wälder bis 4600 m ü. M.; im Himalaya beginnt die Alpenstufe am Südhang etwa bei 3600 m, in den columbischen Anden bei 2800 m; für die Alpen liegt die Baumgrenze im Wallis und Engadin bei 2250 m, im Tessin bei 1900 m, in der Nordschweiz bei 1800 m; im arktischen Norwegen (74° nördl. B.) geht sie herab bis auf 260 m. Mit den Gletschern, die zum Teil noch tief in die Waldstufe herunterreichen, erstreckt sich alpines Tierleben noch weit in das Gebiet des Baumwuchses hinein.

Die Besonderheiten des Hochgebirgs, wodurch die Sonderstellung seiner Tierbevölkerung bedingt wird, bestehen in der großen Meereshöhe mit ihren Begleiterscheinungen und in der Steilheit und Schroffheit des Bodens; daraus folgt die Unwirtlichkeit und schwere Zugänglichkeit dieses Gebiets. Schließlich werden manche Eigenheiten der Lebewelt verursacht durch die Isolation, in der die Gebirge aus dem übrigen Festland wie Inseln aus dem Meere aufragen, durch weite Strecken mit anderen Lebensbedingungen voneinander getrennt.

Die bedeutende Erhebung des Hochgebirgs über den Meeresspiegel hat eine mit der Höhe zunehmende Verminderung des Luftdrucks und der Temperatur und eine Vermehrung der Niederschläge und der Luftfeuchtigkeit zur Folge.

Geringer Luftdruck ist eine Erscheinung, der die Tierwelt nur hier ausgesetzt ist. Die Herabsetzung des Luftdrucks im Gebirge scheint nur auf die Homöothermen mit ihrem hohen Sauerstoffbedürfnis einzuwirken. Für die wirbellosen Tiere setzt nicht die Verdünnung der Luft, sondern die niedere Temperatur und der Mangel an Nahrung eine Grenze für Höhenverbreitung. Käfer gehen im Himalaya bis zu den höchsten Rasenbildungen, Schmetterlinge bis 5640 m (Moräne des Rongbuk-Gletschers am Mt. Everest); Regenwürmer reichen in den Anden bis nahe zur Schneegrenze. Versuche an Wirbeltieren zeigen, daß diese gegen Verminderung des Luftdrucks, also O_2-Mangel, im allgemeinen um so empfindlicher sind, je höher ihre Organisation ist. Deutliche Erscheinungen von O_2-Mangel zeigen: der Frosch erst bei einem Luftdruck von 100 mm, dagegen das Kaninchen bei 200 mm, der Hund bei 250 mm, die Katze bei 270 mm, der Affe bei 300 mm, der Mensch bei 350 mm, die Taube bei 350 mm Hg.[1]). Schon bei viel höherem Druck aber stellen sich Beschwerden ein, beim Menschen jene Erscheinungen, die als Bergkrankheit zusammengefaßt werden: Mattigkeit, Übelkeit, Erbrechen u. a.; auch andere Säuger zeigen solche und ähnliche Symptome. Die höchste Höhe, die von Bergsteigern ohne Gegenmittel gegen den O_2-Mangel erreicht wurde, beträgt 6789 m (Gebr. Schlagintweit); erst mit Hilfe von Sauerstoffapparaten ist man neuerdings höher gelangt, bis 8320 m am Mt. Everest. Die höchsten menschlichen Siedlungen liegen in Westtibet 4864 m ü. M.; Hirten, Herden und Hunde gehen bis 5500 m. Etwas höher noch leben in Hochasien manche Säuger: Wildschafe und Steinböcke bis 5800 m, Wölfe bis gegen 5600 m, Hasen bis 5500 m; Katzen dagegen und zarte Hunderassen sterben in den Anden schon bei 3900 m nach

wenigen Tagen. Für Geier und Adler wird 7000 m als äußerste Höhe angegeben — und das im Flug, wo die Luftversorgung durch den relativen Gegenwind wesentlich erleichtert ist[2]).

Für den Menschen liegen zahlreiche Untersuchungen vor über den Einfluß, den die geringe Dichte der Luft in großen Höhen auf seinen Organismus ausübt, und dabei sind auch einige Homöotherme mit einbezogen worden[3]). In der Höhenluft sättigt sich das Blut beim Durchgang durch die Lungen nur unvollkommen mit O_2, in Höhen von 4300 m, bei 454 mm Hg, nur zu 82—85 % gegenüber 95—96 % im Tieflande. Eine Abhilfe wird dadurch geschaffen, daß die Zahl der roten Blutzellen und damit die Menge des sauerstoffbindenden Blutfarbstoffs im Hochgebirge zunimmt. Miescher stellte für den Menschen fest, daß bei Übersiedlung von Basel (266 m ü. M.) nach Arosa (1890 m ü. M.) die Blutkörperchenzahl um 16—27 % steigt und nach der Rückkehr wieder fällt; das wurde auch für andere Säuger und für Vögel bestätigt. Wenn das anfangs wohl nur auf einer Verminderung der Blutmenge, durch Austritt von Blutflüssigkeit durch die Gefäßwandungen, beruht, also keine Vermehrung der gesamten Hämoglobinmenge bedeutet, so tritt auch eine solche zweifellos bei länger im Hochgebirge gehaltenen Säugern (Kaninchen) ein; auch Bürkers Beobachtung, daß mit der Vermehrung des Hämoglobingehalts im Blut eine Abnahme des Eisengehalts der Leber parallel geht, spricht ebenfalls für eine absolute Zunahme des roten Blutfarbstoffs. Das ermöglicht die Bindung von größeren O_2-mengen und bedeutet damit eine Anpassung an den geringeren O_2-Gehalt der Höhenluft. Bei Menschen ist im Hochgebirge außerdem eine auffällige Geräumigkeit des Brustkorbs und damit eine gesteigerte Lungenkapazität festgestellt. Schon Humboldt beobachtete dies bei den Andenbewohnern, und neuerdings ist durch genaue Messungen an Bewohnern von Cerro de Pasco (Hochperu, 4302 m ü. M.) gefunden worden, daß sie einen Brustumfang von 92 cm gegenüber von 79 cm bei gleich großen Tieflandsbewohnern besitzen.

Mit zunehmender Höhe nimmt die Lufttemperatur ab, und zwar kommt 1° Temperaturabnahme in den Alpen (Juli) auf 140 m Steigung, im Kaukasus auf 165 m, in den Anden unter dem Äquator auf 195 m. In den Schweizer Alpen beträgt auf dem St. Gotthardhospiz (2093 m ü. M.) das mittlere Temperaturminimum im Januar —7,7° C, das mittlere Maximum im Juli +7,9° C; auf dem Sonnblick (3100 m, also 1000 m höher) ist das niedrigste Monatsmittel im Januar —13,3°, das höchste Mittel im Juli und August +0,9° C. Folge dieser tiefen Temperaturen in großen Gebirgshöhen ist die langdauernde Schneebedeckung der Höhen und die Verkürzung der guten Jahreszeit. In den Schweizer Alpen erhebt sich das Monatsmittel der Temperatur über den Gefrierpunkt: auf dem St. Gotthard (2093 m ü. M.) für 6 Monate, auf dem St. Bernhard (2479 m) für 5 Monate, auf dem Säntis (2500 m) für 4 Monate, auf dem Theodul (3333 m) für 3 Monate, auf dem Sonnblick (3100 m) nur für 2 Monate[4]). So sind in der alpinen Stufe nur zwei Jahreszeiten vorhanden, ein langer Winter und ein kurzer Sommer.

Durch solche Temperaturverhältnisse sind viele Tiere ganz von den alpinen Höhen ausgeschlossen; nur stenotherm kälteliebende und eurytherme Tiere vermögen dort auszuhalten. Daß überhaupt eine verhältnismäßig große Anzahl pökilothermer Tiere bis zur nivalen Stufe reicht, hängt mit den besonderen Erwärmungsverhältnissen in diesem Gebiet zusammen. Während die Lufttemperatur mit zunehmender Höhe schnell abnimmt, wächst infolge intensiverer Sonnenbestrahlung die Erwärmung besonnter Gegenstände beträchtlich. Der Unterschied zwischen Boden- und Lufttemperatur nimmt mit der Höhe zu und beträgt bei 1000 m Meereshöhe 1,5°, bei 1600 m 2,4°, bei 2200 m 3,6°. Diese Strahlungswärme ist für die Wirbellosen, die sich allermeist am Boden aufhalten, überaus wichtig. Deshalb besitzen die Nordhänge, die wenig besonnt sind, nur eine äußerst arme Tierbevölkerung im Gegensatz zu den Südhängen[4]. Im Winter aber bietet die Schneedecke den in Winterstarre unter ihr eingebetteten Tieren einen sehr wesentlichen Schutz gegen die Einwirkung der sehr niedrigen Lufttemperatur; nach Woeikof[5]) zeigte bei einer Lufttemperatur von —17° die Schneeoberfläche —15°, der Schnee in Tiefen von 5, 12, 23, 42 und 52 cm bzw. —11,3, —9,2, —8,4, —0,3 und —1,6° C.

Die Zahl der vorkommenden Tierarten nimmt in jedem Gebirge mit zunehmender Höhe ab. Von den 240 Schneckenarten, die aus Tirol bekannt sind, steigen in die alpine Stufe nur etwa 80 auf, aus der nivalen Stufe sind nur 8 bekannt[6]). In der Nadelholzstufe der Schweizer Gebirge kommen noch 96 Arten von Tagschmetterlingen vor, in der Strauch- und Wiesenstufe sind noch 27, in der subnivalen Stufe nur 8 vorhanden[7]). Die holometabolen Insekten, wie Käfer, Schmetterlinge, Fliegen, die gegen Temperaturschwankungen widerstandsfähiger sind, überwiegen bei weitem die wärmebedürftigeren Hemimetabolen, wie Geradflügler und Wanzen. Auch die Reptilien mit ihrem großen Wärmebedürfnis sind nur ganz spärlich vertreten.

Viele andere Tiere werden durch die niedrige Temperatur der alpinen Stufe in ihrer Entwicklung verzögert. Deshalb gehören die Insekten alle zu kleinen Arten, deren Entwicklung an sich weniger Zeit beansprucht; bei den Poduriden z. B. dauert in der Ebene die Entwicklung im Ei nur 8—10 Tage. Manche Schmetterlinge, die in der Ebene regelmäßig zwei Generationen im Jahre haben, entwickeln im Hochgebirge (Engadin) nur eine, z. B. *Papilio machaon*, *Pieris brassicae*, *Pheosia dictaeoides*, *Larentia truncata*. Bei anderen, die im Flachland ihre Entwicklung in einem Jahre vollenden, verlängert sich der Raupenzustand bis ins 2. Jahr; so fliegt *Pieris callidice* in der nivalen Stufe der Schweizer Alpen nur jedes 2. Jahr in großer Anzahl[8]). Dabei tritt eine bemerkenswerte Nebenerscheinung ein. Durch die Verlängerung der Raupenentwicklung auf 1 bzw. 2 Sommer wird die Freßzeit der Raupe im Vergleich mit den normalen Verhältnissen in der Ebene verlängert, und die somit besser ernährte Raupe gibt größere Schmetterlinge als bei der gleichen Form in der Ebene, während sonst ja die Gebirgsinsekten eher kleiner sind. So ist z. B. auch *Echinopteryx silesiaca* eine durch zweijährige Freßzeit der Raupe stark vergrößerte Gebirgs-

form der *E. pulla* der Ebene, und im Riesengebirge hat die zweimalige Überwinterung bei *Bombyx quercus* eine wesentlich kräftigere Abart, die var. *callunae* entstehen lassen[9]). Auch bei Fröschen kann sich in den höheren Teilen der alpinen Stufe die Entwicklung so verzögern, daß die jungen Tiere als Kaulquappen überwintern müssen und erst im folgenden Jahre die Verwandlung durchmachen[10]). Kleine Singvögel müssen die Zahl ihrer Bruten verringern; der Hausrotschwanz (*Ruticilla phoenicurus*), der in der Schweiz bis 1000 m Meereshöhe in der Regel zwei Bruten im Sommer macht, bringt in höheren Lagen, bis 2000, ja 3000 m, nur eine fertig; das gleiche ist für den Steinschmätzer (*Saxicola oenanthe*) beobachtet[11]).

In der alpinen Stufe herrscht im allgemeinen eine größere Feuchtigkeit als in tieferen Lagen; Nebel und Wolken haften an den Gipfeln, die Abkühlung läßt den Wasserdampf sich zu Niederschlägen verdichten. Zwar ist solche Feuchtigkeitsmenge nicht notwendig mit der Höhenlage verknüpft; Hochtibet z. B. ist ein äußerst trockenes, dürres Gebiet, dem die umgebenden Gebirgszüge den Regen abfangen. Aber für die Hochgebirge gilt, daß die Niederschlagsmenge dort vermehrt ist. Außerdem bewirkt die Speicherung der Niederschläge in Form von Schnee durch einen großen Teil des Jahres und die Zusammendrängung des Abschmelzens auf eine verhältnismäßig kurze Zeit, daß im Sommer meist große Mengen von Feuchtigkeit im Boden vorhanden sind.

Als Folge erhöhter Feuchtigkeit zusammen mit herabgesetzter Temperatur dürfte die vorwiegend dunkle, düstere Färbung, der Melanismus vieler Gebirgstiere anzusehen sein. Sie tritt am auffallendsten bei den Insekten hervor. Die Farbenpracht bei den Käfern der Gattung *Chrysochloa* (Fam. Chrysomelidae) scheint in ihrer wechselnden Abtönung innerhalb der Art von der Höhe des Wohnorts abhängig zu sein; denn in tieferen Lagen treten vorherrschend metallisch- oder goldgrüne und feuerrote Formen auf, in den hohen Lagen dunklere, blaue, violette und schwarze (*Chr. alpestris, gloriosa, speciosissima*)[12]). Die im Gebirge lebende Gruppe eines engen Verwandtenkreises der Käfergattung *Bembidion* (Fam. Carabidae) ist dunkler als die in der Ebene wohnende[13]), und von dem großen Laufkäfer *Carabus auronitens* kommt in Tirol in 2000—2300 m Höhe eine schwarze Abart (var. *atratus*) vor[14]). Melanistische Formen von Schmetterlingen sind im Hochgebirge auffallend häufig; es sei für das mitteleuropäische Faunengebiet z. B. auf die schwarz bestäubte alpine var. *bryoniae* des Weißlings *Pieris napi* hingewiesen, oder auf den Spanner *Endrosa aurita*[15]). Für die Schmetterlingsfauna der columbischen Anden stellt O. Bürger[16]) fest, daß schwarze Bestäubung und düstere Färbung bei den Schmetterlingen des Páramo (alpine Stufe) vorherrschen, wenn auch nicht allgemein sind, und Hudson[17]) bemerkt das gleiche für Neuseeland bei allen Arten von *Maniola, Orocrambus, Tauroscopus*, die meist in Höhen von 1200—1800 m fliegen. Es mag bei dieser Dunkelfärbung alpiner Schmetterlinge mit in Betracht kommen, daß in dieser rauhen Umgebung die Puppen

meist im Boden oder unter Steinen ruhen und so der Einwirkung der Lichtstrahlen entzogen sind; sind ja doch die meisten lebhaft gefärbten und gezeichneten Schmetterlinge im Puppenzustande dem Licht ausgesetzt [18]).

Auch bei Wirbeltieren scheint sich ein Gebirgsmelanismus zu zeigen. Die schwarze Abart unserer Kreuzotter (*Vipera berus* var. *prester*) tritt besonders häufig in Gebirgen (und Moorgegenden) auf; ebenso zeigt die Bergeidechse (*Lacerta vivipara*) im Gebirge im allgemeinen eine dunklere Färbung als in der Ebene. Unter den Säugetieren sind die Wühlmäuse (*Arvicola*) im Hochgebirge dunkler gefärbt als ihre Artgenossen in den Tälern, und in den Schweizer Alpen geht die schwarze Spielart des Eichhorns (*Sciurus*) jedenfalls höher als die rote, fehlt aber auch in tieferen Lagen nicht [19]). A. von Frantzius [20]) hebt hervor, „daß bei vielen in Costarica lebenden Säugerarten die dunkeln Stellen des Pelzes sich viel ausgedehnter und von dunklerem Schwarz zeigen, als das bei denselben Arten der benachbarten, weniger gebirgigen Länder der Fall ist“. Eine ähnliche Beobachtung machte Radde in Ostsibirien in bezug auf die Farben des dortigen Eichhorns, und auch in Peru scheinen nach Tschudi viele der auf den Höhen der Cordillere lebenden Säuger eine dunkle Färbung des Pelzes zu zeigen, wie z. B. die schwarze Varietät von *Galictis barbara*. — Es ist fraglich, ob auch für Vögel ähnliches gilt. Jedenfalls scheint es, als ob die starke Insolation auf den Hochgebirgen und Hochländern Mittelasiens eine Steigerung der Farbenpracht verschiedener Vogelgattungen, und zwar nach der kurzwelligen Seite des Spektrums, nach Blau und Violett, hervorruft, so bei dem Fasan *Lophophorus*, der alle Prachtfarben in seinem Gefieder vereinigt, bei dem Singvogel *Grandala coelicolor*, der Meise *Parus monticolus* des Himalaya im Gegensatz zu der verwandten Sippe der Kohlmeisen (*P. major*) und bei den Meisengattungen *Leptopoecile* und *Lophobasileus* [21]).

Diese Dunkelfärbung hat aber eine lebenswichtige Bedeutung für die Tiere solcher Höhenstufen. Denn Schwarz besitzt unter allen Farben die größte Wärmekapazität, eine fast doppelt so große wie Grün. Besonders in der Nivalstufe sind helle Tiere spärlich.

Starke Winde sind in den Hochgebirgen nicht selten. Für schwache Flieger ist an solchen Stellen stärkere Luftbewegung gefährlich; denn sie können leicht von Gipfeln und Graten weggeweht werden in die freie Luft, wo sie keinen Halt mehr finden, und gelangen dann in Gegenden, wo ihnen die Lebensverhältnisse nicht zusagen, auf Schnee, Gletschereis u. dgl. So haben denn alpine Insekten die Gewohnheit, sich bei Wind niederzusetzen; Fliegen, Hummeln, vor allem aber Schmetterlinge sieht man in der alpinen Stufe nur bei ruhiger Luft fliegen; bei Wind verbergen sie sich.

Die gesetzmäßige Abnahme von Luftdruck und Temperatur und oft auch Zunahme der Feuchtigkeit mit steigender Meereshöhe bedingt eine schichtenweise Veränderung der gesamten Daseinsbedingungen für die Lebewesen, in erster Linie für die Pflanzenwelt, dann aber auch, zum Teil in Abhängigkeit von dieser, für die Tierwelt. Es sind Ver-

änderungen, wie sie in ähnlich gesetzmäßiger Weise auch mit der Annäherung an die Pole auftreten. Nur rücken hier im Hochgebirge die Gegensätze viel unmittelbarer aneinander; man kann an einem Tage von der Laub- und Nadelholzstufe der tieferen Lagen durch die alpine Stufe bis zum ewigen Schnee vordringen, und das erhöht den Eindruck der Veränderungen. Die Schichtung spricht sich in der oben (S. 513) aufgeführten Einteilung der alpinen Stufe in Unterstufen aus. Die Grenzen dieser Stufen wechseln in verschiedenen klimatischen Gürteln und je nach Süd- oder Nordabhang des Gebirges.

Entsprechend dieser Schichtung ändert sich beim Anstieg im Gebirge die Tierwelt. So folgen sich z. B. in der Sierra Nevada und den White Mountains in Ost-Californien die Erdhörnchen in bestimmten Stufen, wie Abb. 129 zeigt[22]. Die Schichtung entspricht im allgemeinen jener, die man bei Annäherung an den Pol beobachtet. „Wie sich von Mitteldeutschland aus nordwärts nach dem Vorkommen der häufigeren

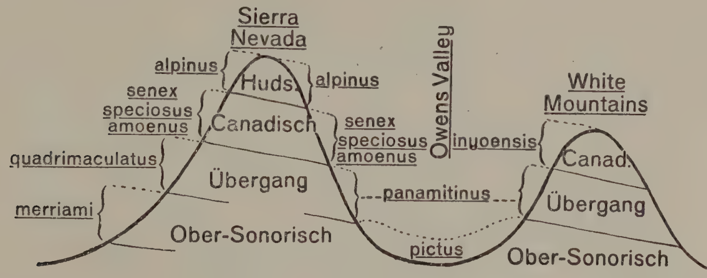


Abb. 129. Schema der Stufenverteilung der Backenhörnchen *(Eutamias)* auf einem westöstlichen Durchschnitt durch die mittlere Sierra Nevada und die weißen Berge in Ost-Californien. Die Höhenstufen sind den amerikanischen Klimagürteln entsprechend bezeichnet. Nach C. Hart Merriam.

großen Landschnecken ein Gürtel mit *Helix nemoralis* neben *H. hortensis* (fast ganz Deutschland, Frankreich und England und das südwestlichste Norwegen), ein nördlicherer Gürtel der *H. hortensis* allein (Schottland, Drontheimstift, mittleres Schweden, Kurland, Livland, südliches Finnland), dann einer mit *H. arbustorum* und *H. fruticum* ohne *H. hortensis* (Finnmarken, Lappland, Nordost-Rußland) und endlich ein hochnordischer Gürtel mit nur ganz kleinen Landschnecken unterscheiden läßt, so folgen sich Höhenstufen mit denselben kennzeichnenden Arten von unten nach oben in den Alpen; die höchsten am Rande des ewigen Schnees in Höhen von über 2300 m vorkommenden Arten gehören hier der Gattung *Vitrina* an, derselben, die auch im Tiefland zuerst im Frühjahr erscheint und sich zuletzt vergräbt, und die sich auch noch in Grönland findet"[23]. Beim Aufstieg zum abessinischen Hochland begegnet man bis zu 800 m wesentlich saharischen Typen von Insekten, von 800—2000 m senegambischen, von 2000—2800 m mediterranen und darüber europäischen, selbst subalpinen. In den chilenischen Anden leben zwei kleine *Argynnis*-Arten (*A. modesta* und *A. euterpe*), die weiter südwärts in immer tieferen Stufen vorkommen und sich an der Magellanstraße am Meeresstrande finden[24]. Etwas

Ähnliches zeigt bei uns die Verbreitung von *Aranea alpica*; diese Spinne lebt in den Alpen von 1800—600 m, im Riesengebirge von 1300 bis 400 m, im Harz, Süntel und Teutoburger Wald bis 300 m, im Deister bis 200 m abwärts und schon in Holstein wie im Norden Europas bewohnt sie die Ebene[25]).

Diese Schichtung ist aber nicht streng in der Weise durchgeführt, daß jede Tierart stets nur eine bestimmte Höhenstufe bewohnt. Das ist für verschiedene Arten ungleich, und man kann daher stenozone und euryzone Tiere [isozonal und heterozonal nach v. Mojsisovics[26])] unterscheiden. Stenozon werden Tiere genannt, deren Vorkommen auf eine Höhenstufe beschränkt ist, wogegen die euryzonen sich über mehrere, oft zahlreiche Stufen verbreiten. Stenozon ist z. B. der Schmetterling *Maniola glacialis*, und weniger streng *Pieris callidice*, dagegen euryzon der kleine Fuchs (*Vanessa urticae*) (Abb. 130)[27]). Stenozon sind z. B. Gemse und Steinbock, Lämmergeier (*Gypaëtus*)

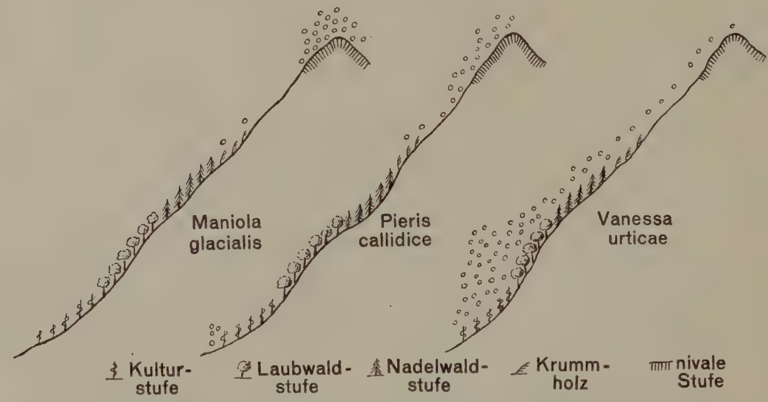


Abb. 130. Verbreitung eines eunivalen *(Maniola glac.)*, tychonivalen *(Pieris call.)* und xenonivalen *(Vanessa urt.)* Falters. Nach E. Handschin.

und Flüevogel (*Prunella*), in etwas geringerem Maße der Alpensalamander (*Sal. atra*) und die eben besprochene *Aranea alpica*. Euryzon sind die Haus- und Waldmaus (*Mus musculus* und *M. sylvaticus*), der Rotschwanz (*Phoenicurus ochruros*), die Bergeidechse (*Lacerta vivipara*), die Schnecke *Arianta* (*Helix*) *arbustorum*, die fast bis zur Schneegrenze vordringenden Regenwurmarten und viele andere.

Eine weitere Besonderheit des Hochgebirges ist der steile Anstieg des Bodens. Die große Meereshöhe vermehrt die Wirkung der Erosion; denn: Regen und Wind sind heftiger; die großen Temperaturunterschiede, denen das Gestein ausgesetzt ist (Unterschied zwischen schattigem und besonntem Boden in Pontresina bei 1800 m 17,5°, am Fuße des Desorhornes bei 2450 m 27,6°, auf der Dravolezza bei 2980 m 53,5°), zersprengen den Fels; das gewaltige Gefälle der fließenden Gewässer, die durch die Schneeschmelze mächtig anschwellen, gräbt tiefe Rinnen auch in den harten Untergrund. So finden sich viele jähe Abstürze und fast senkrechte Felswände. Der Felsgrund liegt auch an wenig

steilen Stellen, besonders in hohen Lagen, wo der Schutz durch Baumwuchs fehlt, vielfach frei; grobes Geröll deckt weite Strecken.

Daher bietet das Hochgebirge für Felsbewohner und Klettertiere eine geeignete Wohnstätte, sofern ihnen sonst die Lebensbedingungen zusagen. Das macht sich vor allem bei den Wirbeltieren, insbesondere Vögeln und Säugern, geltend. Die Vögel sind ja in solchem Gelände im Vorteil vor den Säugern durch den Flug, der die Gefahr eines Absturzes beseitigt. Es gibt daher auch keine Klettervögel, die in gleicher Weise, wie das bei vielen Laufvögeln der Fall ist, flugunfähig geworden wären. Überhaupt ist die Zahl der Klettervögel im Gebirge gering; nur der Mauerläufer *(Tichodroma)* der europäischen und asiatischen Hochgebirge hat die Klettergewohnheiten seiner baumlebenden Verwandten auf die Felsen übertragen. Felsnister dagegen gibt es sehr zahlreiche, z. B. Raubvögel, Alpensegler, Rotschwanz. Die Sicherheit vor Nachstellungen, vor allem seitens der Raubsäuger, die sich in Felsspalten, -höhlen und -klüften bietet, ist zu verlockend, als daß sie nicht ausgenützt würde. Bei den Säugern aber sind die Anpassungen an die Klettertätigkeit von größter Wichtigkeit. Die Paarhufer (Gemse, Steinbock, Yak) haben spreizbare Hufe mit sehr starker Hornbedeckung, die auf weicherem Untergrund gar nicht genügend Abnutzung finden, weshalb bei dem im Mittelgebirge eingebürgerten Muffelwild *(Ovis musimon)* die Hufe lang auswachsen (oben S. 426). Die Klippschliefer *(Procavia)* besitzen auf der Sohlenfläche weiche Haftpolster, mit deren Hilfe sie sich an steilen Felswänden ansaugen können. Den Pavianen dienen ihre stark bekrallten Greifhände als geeignetes Kletterwerkzeug. — Aber es ist durchaus nicht so, daß alle Felstiere Gebirgsbewohner wären oder gar auf die Gebirge beschränkt wären. Paviane, Klippschliefer und Felshuhn *(Caccabis)* kommen euryzon auch in der Ebene auf Felsboden vor; der Gibraltaraffe *(Macacus inuus)* und die Felstaube *(Columba livia)* z. B. gehen gar nicht ins Hochgebirge.

Alle diese Bedingungen wirken zusammen, das Hochgebirge unwirtlich und schwer zugänglich zu machen. Die menschliche Kultur „mit ihrer Qual“ dringt nur spärlich und langsam herauf in diese Höhen. So bildet das Hochgebirge ein Rückzugsgebiet für manche Kulturflüchter, vor allem für die großen Raubvögel, wie Adler, und für Raubsäuger, wie Bär, Wolf und Luchs.

Schließlich ist auch die weite Trennung der einzelnen Gebirgsstöcke, ihre Abgeschlossenheit (Isolation) von Wichtigkeit für die Erklärung mancher eigenartigen Erscheinung. Die Gebirge gleichen den Inseln darin, daß sie durch Gebiete getrennt sind, die für einen Teil ihrer Bewohner eine unüberwindliche Schranke bilden. Daher finden sich in den Hochgebirgen viel häufiger als in den Ebenen endemische Arten. Die Hochgebirge Eurasiens und Nordwestafrikas haben fast jedes seine eigene Form von Steinböcken, z. B. die Alpen *Capra ibex*, der Sinai und die Berge am Südufer des Roten Meeres *C. nubiana*, Abessinien *C. walie*, der Westkaukasus *C. sewertzowi*, der Taurus *C. raddei*, die mittelasiatischen Gebirge die Sammelart *C. sibirica* in zahlreichen Lokalrassen. Ebenso bilden die Gemsen *(Rupicapra)* und Wildschafe

in den einzelnen Gebirgen besondere Unterarten. Ähnlich ist es unter den Vögeln beim Steinhuhn *(Caccabis)*, Riesenrebhuhn *(Megaloperdix)*, den Braunellen *(Prunella)*, den Bergfinken *(Montifringilla)*; jeder einigermaßen gesonderte Gipfel der Anden bildet den Mittelpunkt für eine besondere Kolibriart. Ja bei sehr isolierten Bergen, wie dem Kina Balu in Borneo, nimmt die ganze Tierwelt des Berges dadurch ein eigenartiges Gepräge an (oben S. 92).

Die Besonderheiten des Hochgebirges stellen ja im allgemeinen Abweichungen vom Optimum dar und üben damit eine Auslese, wodurch viele Tierarten von diesem Wohnplatz ausgeschieden sind. Die Auslese ist um so schärfer, je mehr man sich der oberen Grenze des Tierlebens, der Schneestufe, nähert. So kommt es denn, daß die höchsten Gipfel der Gebirge eine große Ähnlichkeit in ihrer Tierbevölkerung zeigen. Es sind dieselben systematischen Gruppen, die die Bewohner für die hohen Bergspitzen Eurasiens und Afrikas stellen. In der nivalen Fauna des Kilimandscharo findet Alluaud[28]) fast alle europäischen nivalen Käfergattungen. Bei den Schmetterlingen des Hochgebirgs überrascht die nahe Verwandtschaft, ja Identität der in den verschiedenen Gebirgsgegenden der Erde auftretenden Gattungen und Arten[29]). Ebenso sind unter den Landschnecken Arten der Gattung *Vitrina* und der kleine *Euconulus fulvus* sehr weit über verschiedene Gebirge verbreitet. Die hohen Gebirge Afrikas sind, auch wenn weit voneinander entfernt und in verschiedenen Breiten gelegen, von nahe verwandten oder ähnlichen Vögeln bewohnt[30]). So zeigen auch viele Vögel und Säuger, die in Java stenozon auf bedeutender Höhe angetroffen werden, solche Verwandtschaft mit nordasiatischen und europäischen Formen, daß man sie mit Recht zur gleichen Gattung (z. B. *Turdus, Fringilla, Mustela*) gestellt hat[31]), und auf den Philippinen findet man eine Hochgebirgsfauna, die deutlich an die Tierwelt des Himalaya anknüpft und von der einzelne Züge auch auf den Gebirgen der Großen Sundainseln wiederkehren[32]). Es ist sicher, daß diese Ähnlichkeiten in den Hochgebirgsfaunen nicht lediglich historisch begründet sind, sondern daß ökologische Sonderung dabei eine wesentliche Rolle spielt.

Die Tiere des Hochgebirgs kann man nach ihrer Verbreitung einteilen in eualpine, tychoalpine und xenoalpine (alpine, alpiphile und alpivage nach C. Heller[33]). Eualpine Tiere sind solche, die dem Hochgebirge eigentümlich sind und in den tieferen Stufen des Gebirgs gewöhnlich fehlen. Sie sind unter den Hochgebirgsbewohnern in der Minderzahl. Hierher gehören z. B. Bergfink (*Montifringilla*), Mauerläufer *(Tichodroma)*, Murmeltier *(Marmota)* und Gemse (*Rupicapra*). Tychoalpin heißen solche Tiere, die im Hochgebirge leben und sich entwickeln können, aber nicht auf dieses Gebiet beschränkt sind, sondern dort nur ihre äußerste Verbreitung finden. Dahin gehört z. B. der Apollo (*Parnassius apollo*), der Grasfrosch (*Rana fusca*), die Bergeidechse (*Lacerta vivipara*), das Rotschwänzchen (*Phoenicurus ochruros*) und die meisten Wühlmäuse (Arvicoliden) der alpinen Stufe. Als xenoalpin sind solche Tiere zu bezeichnen, die nicht ihren ständigen Wohnplatz im Gebirge haben, sich also dort nicht entwickeln, sondern

gelegentlich oder auch zufällig dorthin gelangen, also „Touristen" wie der kleine Fuchs (*Vanessa urticae*) und die Zugvögel, die im Frühjahr und Herbst das Hochgebirge passieren, oder Irrlinge, wie eine gelegentlich auf einen Gletscher verwehte Wanderheuschrecke.

Auch im Hochgebirge bilden die Pflanzenfresser den Grundstock der Tierbevölkerung, Collembolen, Heuschrecken, Schmetterlinge und Hymenopteren unter den Insekten, die meisten Mollusken und die Mehrzahl der Vögel und Säuger. Ihnen folgen die Räuber, Insektenfresser wie Wirbeltierfresser. Die geringe Größe der meisten Insekten und deren verborgenes Leben hat zur Folge, daß nur verhältnismäßig wenige insektenfressende Vögel vorhanden sind.

Sowohl nach Zahl wie nach Mannigfaltigkeit der Formen nehmen die Insekten im Hochgebirge den ersten Platz ein. Vorwiegend sind es holometabole Formen, die leichter niederen Temperaturen zu trotzen vermögen als die sehr wärmeliebenden Orthopteren und Hemipteren; es überwiegen Käfer, Schmetterlinge, Dipteren und zuletzt Hemipteren; dazu kommt noch eine gute Anzahl Collembolen. Die Insekten sind in den bedeutenderen Höhen ganz auf die Ausstrahlung des sonnenerwärmten Bodens (S. 516) angewiesen, da ihnen zur Ausübung ihrer Lebensfunktionen eine Mindesttemperatur notwendig ist, die sich bei Schmetterlingen auf 12—15° stellt. Die Lufttemperatur erreicht im Hochgebirge nicht oft eine solche Höhe, wohl aber tritt sie in unmittelbarer Bodennähe leicht ein. Ohne Insolation würden die fliegenden Insekten im Hochgebirge spärlich sein. Da solche Temperaturen bei Nacht ganz fehlen, kommen nächtlich lebende Insekten in der alpinen Stufe nicht vor; auch Eulen und Spanner sind im Hochgebirge zum Tagleben gezwungen[34]. Ist ein Insekt erst einmal im Flug, so erzeugt es durch Muskelarbeit genügend Wärme, um von der Außentemperatur unabhängiger zu sein. Um die Ausstrahlung dieser Binnenwärme zu verhindern, haben nicht wenige fliegende alpine Insekten eine zottige Behaarung des Körpers, vor allem die Hummeln, viele Fliegen, unter den Schmetterlingen der Apollo (*Parnassius*) und der Spanner *Biston alpina*, auch manche zwar nicht fliegende, aber springende Heuschrecken (*Podisma* und *Gomphocerus*). Bei Wind fliegen die Insekten im Hochgebirge nicht, sondern halten sich alle in ihren Schlupfwinkeln verborgen. Man findet dementsprechend auch viele flügellose oder doch fluglose Insekten, besonders Laufkäfer und Heuschrecken.

Bis in die nivale Stufe reichen die Springschwänze (Collembolen), deren bekanntester Vertreter, der Gletscherfloh (*Isotoma saltans*) in den Schweizer Alpen noch in 3800 m Meereshöhe gefunden wird. Von den bisher in der Schweiz gefundenen 95 Collembolenarten kommt ein volles Drittel, 32, in der nivalen Stufe des Hochgebirges vor. In tieferen Lagen finden sich während der Schneeschmelze viele eigenartige Collembolen, die dort im Sommer fehlen, dann aber in der Schneestufe des Hochgebirges gefunden werden. Manche Arten, wie *Entomobrya nivalis*, *Isotomurus palustris* u. a., sind weit verbreitete Ubiquisten; andere, wie *Isotoma saltans* und *I. westerlundi*, sind auf Schnee und Eis beschränkt, stenozon. Die auf dem Eise lebenden

Formen sind schwarz oder dunkelblau pigmentiert und erwärmen sich daher bei Sonnenbestrahlung schnell; über Nacht dagegen werden sie starr und frieren auf Schnee und Firn fest[35]). Sie nähren sich von den Pollenkörnern der Nadelhölzer, die der Wind in jene Höhen verweht. Nicht selten kommen sie in unzählbaren Mengen vor, so daß sie die Schneefläche fleckenweise schwarz färben. — Zusammen mit ihnen finden sich andere, überaus widerstandsfähige Tierchen, wie sie auch der Moosfauna angehören: Karl Voigt fand in dem von Algen gefärbten „roten Schnee" des Aargletschers eine Art Bärtierchen (*Macrobiotus*) und das Rädertierchen *Philodina roseola*[36]).

Wie dem Renntier der Wolf und dem Pavian der Leopard folgt, so leben auch neben den zwerghaften Springschwänzen winzige Räuber; an den Fundstätten von Collembolen findet sich auch stets eine reiche Milbenfauna, Bdelliden, Trombididen, seltener Gamasiden, die auf jene Jagd machen[35]).

Von Orthopteren sind Heuschrecken hauptsächlich in den niederen Abschnitten der alpinen Stufe, besonders in der Wiesenstufe, vorhanden; bis in die subnivale Stufe jedoch gehen nur sehr wenige hinauf, da sie für ihre langdauernde Entwicklung eine Reihe von Monaten mit trockenheißer Witterung brauchen und vegetationsarme Berghöhen den gefräßigen Tieren nicht genug Nahrung bieten. Nur wenige der im Hochgebirge vorkommenden Arten sind eualpin, z. B. *Podisma frigida* der Alpen; die meisten Arten kommen auch in Tälern und im Hügelland vor. Die ausgesprochen alpinen Formen sind durch starke Behaarung, derben Körperbau, dicke etwas gekrümmte Schenkel und Schienen ausgezeichnet[37]). Auffällig ist die große Zahl flugunfähiger Arten auf hohen Berggipfeln; F. Werner[38]) stellt das für die Ostalpen, die kleinasiatischen und die algerischen Gebirge fest; S. H. Scudder[39]) bestätigt es für die nordamerikanischen Hochgebirge. Das Vorkommen so zahlreicher Arten mit verkürzten Flügeln und ohne Flügel auf den höchsten Bergen, die überhaupt von Orthopteren bewohnt werden, steht mit der starken Luftbewegung in diesen Höhen in Zusammenhang und ist offenbar eine Folge der Auslese. In dem gebirgigen Kärnthen treten bei 54 % der vorkommenden Heuschreckenarten Verkürzungserscheinungen an den Flügeln auf[37]).

Von allen Insekten machen sich die Schmetterlinge am meisten bemerkbar, durch ihre großen, oft farbigen Flügel und durch ihre vorwiegende Bewegung durch Flug. Die Flugzeit ist im Hochgebirge nur kurz; dann aber erscheinen die Stücke einer Art fast gleichzeitig, so daß bei der geringen Zahl geeigneter Flugplätze die Stückzahl hier besonders groß zu sein scheint. Die alpinen Schmetterlinge fliegen im allgemeinen niedriger über dem Boden als die der Ebene; das hängt mit der bewegten Luft in den hohen Lagen zusammen. Auf den höchsten Berggipfeln Javas z. B., wo während des größten Teils des Jahres ein starker Südostwind weht, ist die Zahl der Schmetterlinge gering. Im übrigen gehen die Schmetterlinge als Raupe und Puppe bis dicht an die Schneegrenze heran. Die Puppen liegen viel öfter unter Steinen als im Flachland; hier finden sie Schutz und durch die Sonnen-

bestrahlung Wärme. Die fertigen Tiere, die mit ihren großen Flügeln mehr als andere Insekten den Luftströmungen preisgegeben sind, werden in weit bedeutendere Höhen getragen; am Chimborazo beobachtete Humboldt Falter bis 5900 m Höhe, im Himalaya Schlagintweit sogar bis 6300 m. Manche Schmetterlinge, wie die Satyride *Maniola glacialis* der Alpen, sind stenozon an die Schneegrenze gebunden und kommen nur auf den höchsten Bergen vor[40]); *Bombyx alpica* ist ihrem Wohnplatz so angepaßt, daß es nicht gelingt, ihre Raupen und Puppen in der Ebene zum Schlüpfen zu bringen. Die Zahl der im Hochgebirge vorkommenden Arten ist gering gegenüber denen der Ebene; nach C. Heller[41]) fliegen in den Tiroler Bergen 785 Arten, davon über die Hälfte Kleinschmetterlinge; eualpin sind davon nur 271, und von 122 Tagfaltern nur 55.

Weit weniger auffällig als die Schmetterlinge sind die Käfer. Sie halten sich verborgen unter Steinen, in Exkrementen, in Erdlöchern, unter Wurzeln oder in Blüten. Auch ist ihre Größe im Durchschnitt viel geringer als die der Schmetterlinge; viele sind kleine, unscheinbare Formen, die leicht übersehen werden. Es überrascht daher, daß die Untersuchung für die Tiroler Hochgebirge eine fast genau so große Artenzahl ergibt wie für die Falter: während in ganz Tirol etwa 4000 Käfer gefunden sind, kommen im Hochgebirge nur 783 Arten und Unterarten vor, von denen 272 eualpin sind. Am reichlichsten sind hier die Staphyliniden, Carabiden, Curculioniden und Chrysomeliden (Kurzflügler, Lauf-, Rüssel- und Blattkäfer) vertreten. Viele Käfer machen ihre Entwicklung dicht an der Schneegrenze durch; die kleinen Laufkäfer der Gattung *Nebria* sind alle nival. Die häufigsten alpinen Käfer sind durchweg flügellos; selbst Gattungen, die im Bergland nur geflügelte Arten besitzen, treten im Hochgebirge nur ungeflügelt auf[42]).

Hymenopteren kommen nur in geringer Artenzahl im Hochgebirge vor. Ameisen, Grabwespen und Wespen sind verhältnismäßig spärlich; häufiger sind die Blattwespen, die ja genügend pflanzliche Nahrung finden; Schlupfwespen sind reichlicher, bei der großen Zahl alpiner Schmetterlinge, in deren Raupen sie schmarotzen. Am häufigsten sind vergleichsweise die Apiden, das aber besonders wegen der großen Anzahl von Hummeln, die in die alpine Stufe aufsteigen; nach Heller sind von 26 Tiroler Hummelarten 24 auch im Hochgebirge vorhanden, manche bis an die Schneegrenze. Dieses Übergewicht der Hummeln hat seinen Grund in dem Wärmeschutz, den sie durch ihre Behaarung genießen (oben S. 523).

Für die Berggipfel als solche ist bemerkenswert, daß sie oft, besonders in den Tropen, von flugtüchtigen Insekten verschiedener Gruppen umschwärmt werden, die hier oben weder ihre Entwicklung durchmachen noch ihre Nahrung finden. Moseley[43]) berichtet das von dem Gunong Api (Banda-Inseln), der allerdings nur etwa 620 m hoch ist, und von dem über 1000 m hohen Vulkan von Ternate; Hickson[44]) fand das gleiche auf dem Gipfel der Vulkaninsel Ruang (etwa 550 m ü. M.), die Sarasins[45]) am Bowonglangi und dem Pik von Bantaëng (2700 m ü. M.). Es ist wohl nicht anzunehmen, daß diese

Erscheinung nur auf Vulkangipfel beschränkt ist; jedenfalls erinnert sie an die Gewohnheit unserer Ameisen und Hautbremsen (*Hypoderma*), Aussichtstürme, hervorragende Bäume und ähnliche weit sichtbare Merkzeichen zu umschweben, wahrscheinlich als Treffplatz für die Geschlechter.

Spinnentiere sind nicht selten im Hochgebirge; besonders echte Spinnen, Kanker (Phalangiden) und Milben werden in ziemlich großer Artenzahl getroffen. Sie leben wahrscheinlich alle als Räuber.

Die Schnecken des Hochgebirgs sind, wie die Insekten, teils Ubiquisten, teils eualpine Formen, letztere aber stets in der Minderzahl; von den 80 Arten und 10 Varietäten, die Gredler aus dem Tiroler Hochgebirge aufzählt, sind nur 24 eualpin. Feuchtigkeitsliebende, wärmescheue Bodenformen herrschen vor; Busch- und Baumschnecken fehlen. Weitverbreitet sind im Hochgebirge durch ganz Asien, Europa und Nordamerika die stenothermen *Vitrina*-Arten, deren Verwandte in der Ebene schon im ersten Frühjahr, am Rande des schmelzenden Schnees gefunden werden; sie steigen in den Alpen bis 3000 m, am Kilimandscharo bis 4400 m Höhe[46]). Auch Felsenschnecken aus den Gattungen *Clausilia* und *Campylaea* sind im Gebirge nicht selten. Mit zunehmender Höhe des Fundorts tritt im Gebirge bei den Schnecken häufig eine Größenabnahme des Gehäuses ein. So nimmt *Campylaea gobanzi* im Val Vestino (Garda-See) gegen die Paßhöhe beständig an Größe ab. *Arianta arbustorum* mißt bei Zürich (409 m) 19 mm in der Höhe und 22 mm im Durchmesser, von der Melchsee-Alpe (2000 m) 15 bzw. 20 mm, von der Gotschna-Alpe bei Klosters (gegen 2100 m) 13 bzw. 15 mm; *Clausilia laminata* ist bei Zürich 17 mm hoch und 4 mm dick, bei Klosters entsprechend 13—14 und 2,5 mm[47]). Auch die nivalen *Vitrina*-Arten *V. annularis* und *V. nivalis* scheinen nur Kümmerformen der weitverbreiteten *V. pellucida* bzw. *V. diaphana* zu sein[48]). Bei Spiti (4000 m) in Tibet fand Stolička[49]) dieselben Schneckenarten kaum halb so groß wie in der Umgebung von Chini (2800 m).

Die Höhenverbreitung der Amphibien ist abhängig von der Menge der Feuchtigkeit, die in einem Gebirgsgebiete vorhanden ist. In den hochgelegenen Teilen von Tibet, wo die Tockenheit so groß ist, daß nur wenige Schnecken dort unter Steinen verborgen ihr Leben fristen können, fehlen Batrachier und Urodelen[50]). Dagegen sind in der alpinen Stufe (dem Páramo) der columbischen Anden, wo die Atmosphäre meist trübe, mit Wasserdampf erfüllt ist und häufig starker Tau, Nebel und Regenfall herrscht, Anuren reichlich vorhanden und reichen bis zur Schneegrenze (4550 m)[51]); auch in Ecuador sind in Höhen von 4000 m Frösche (*Hylodes*), ja sogar zarte Laubfrösche (*Hyla, Nototrema*) ein regelmäßiges Vorkommnis[52]). *Bufo viridis* fand Stolička beim Dorfe Gieumal im Himalaya, fast 5000 m hoch; das ist die höchste bekannte Fundstelle eines Batrachiers. In den Schweizer Alpen wird die Höhenverbreitung der Anuren durch die Dauer des Wasserlebens ihrer Larven bestimmt; denn je höher die Lage, um so kürzere Zeit bleiben Teiche und Tümpel eisfrei und um so später kann der Laich abgesetzt werden.

Rana fusca	mit Dauer des Larvenlebens von	85—95 Tagen	geht bis 2500—2600 m
Hyla viridis	„ „ „ „ „	80—98 „	„ „ 2200 „
Bufo vulgaris	„ „ „ „ „	110—120 „	„ „ 2000—2100 „
Alytes obstetricans	„ „ „ „ „	120—130 „	„ „ 1500—1650 „
Bombinator bombinus	„ „ „ „ „	124—134 „	„ „ 1200—1500 „ [53]).

Bei *R. fusca* sind keinerlei äußerliche Anpassungen an das Leben in solchen Höhen bekannt; seine Kältefestigkeit steht vielleicht im Zusammenhang mit der bedeutenderen Größe seines Herzens gegenüber *R. esculenta*, wodurch eine gesteigerte Stoffwechselarbeit ermöglicht wird. — Von Schwanzlurchen geht *Molge alpestris* bis 2500 m; die übrigen Tritonen überschreiten die Baumgrenze nicht. Wohl aber erreicht der Alpensalamander (*Salamandra atra*) Höhen von 3000 m und kommt nicht unter 850 m vor. Wenn er im Oberengadin fehlt, so ist das wohl der großen Trockenheit der Luft in diesem Gebiete zuzuschreiben. *S. atra* ist unabhängig von den Wasserbecken für die Entwicklung seiner Brut; diese macht ihre ganze Metamorphose in den Eileitern des Muttertieres durch, was in der montanen Stufe 2 Jahre, in der alpinen dagegen wahrscheinlich 3 Jahre dauert[54]).

Die Reptilien sind fast durchweg stenotherm wärmeliebend und kommen deshalb, entsprechend der niedrigen Temperatur in bedeutenden Höhen, im Hochgebirge nur spärlich vor. In den mitteleuropäischen Alpen reichen nur drei Arten in die alpine Stufe hinauf; das sind: die Bergeidechse (*Lacerta vivipara*), die an schneefreien Stellen bis über 3000 m ü. M. aufsteigt, die Kreuzotter (*Vipera berus*), die bis 2750 m gefunden wird, und in weitem Abstande die Blindschleiche (*Anguis fragilis*), die nur bis 2000 m geht; die Ringelnatter (*Tropidonotes natrix*), bis 1650 m, erreicht die Baumgrenze nicht mehr. Es muß auffallen, daß die drei alpinen Arten, obgleich zu verschiedenen Familien oder gar Ordnungen gehörig, alle lebendiggebärend sind. Diese Eigenschaft ist wesentlich, um ihnen das Eindringen in die alpine Stufe zu ermöglichen. Eierlegende Reptilien würden in dem kühlen Hochgebirge für die Entwicklung ihrer Eier nicht genug Wärme finden; denn im Laufe des Tages wird jeder Platz nur eine bestimmte Zeitlang der Besonnung ausgesetzt sein, um dann mehr oder weniger bald in Schatten zu kommen. Ein vivipares Weibchen aber folgt dem Sonnenschein, um sich selbst zu sonnen, und bringt dabei auch seine Eier in den Genuß der Sonnenbestrahlung.

Das wird uns durch weitere Beispiele zur Gewißheit. Von den 6 britischen Reptilien sind in das gebirgige Schottland nur die gleichen 3 lebendiggebärenden Arten vorgedrungen[55]). Von den ostafrikanischen Chamaeleons sind solche, die im Hochgebirge oder Hochland leben, vivipar, z. B. *Chamaeleo bitaeniatus* (in Gurni bis 3200 m Meereshöhe)[56]), *jacksoni*, *fuelleborni*, *werneri* u. a.; die Eidechse *Mabuia varia*, die die oberen Bergwiesen des Kilimandscharo bis über 4000 m Höhe belebt[57]). ist ebenfalls vivipar. Eine lehrreiche Reihe bilden die asiatischen *Phrynocephalus*-Arten: die in Nordwesttibet bis 5400 m aufsteigenden Arten der Gattung, z. B. *Ph. erythrurus*, sind lebendiggebärend; *Ph. theobaldi* ist im Hochland von Westtibet und Ladak vivipar, seine var.

forsythi in tieferen wärmeren Gebieten legt Eier; *Ph. axillaris*, unter 2000 m, ist ovipar [58]. In Mexiko wurden von Gadow [59]) in Höhen von über 3300 m 12 Arten Reptilien gefunden; bei 9 davon ist Viviparität nachgewiesen; von der Gattung *Scleropus*, die teils ovipare, teils vivipare Arten enthält, steigen nur die viviparen Formen zu solcher Höhe auf. Ebenso bringen die in den Anden von Chile in Höhen von über 3000 m vorkommenden Eidechsen *Liolaemus bürgeri* und *Phymaturus palluma* lebende Junge zur Welt [60]). Dabei nimmt die Zahl der Eidechsen mit zunehmender Höhe viel langsamer ab als die der Schlangen, und in die subnivale Stufe gelangen nur Eidechsen.

Die homöothermen Tiere des Hochgebirgs sind durch ihre Eigenwärme viel unabhängiger als die pökilothermen; aber sie sind in ihrem Höhenvorkommen immerhin beschränkt, einmal durch den O_2-Mangel bei zunehmender Luftverdünnung (vgl. S. 514), und dann durch die verfügbare Nahrung. Es ist erstaunlich, mit wie anscheinend spärlicher Nahrung sich manche von ihnen genügen lassen. Ein so muskelstarkes gewaltiges Tier wie der Yak *(Poëphagus grunniens)* dauert auf Weiden aus, auf denen unsere Herdentiere schnell abmagern würden; er nimmt mit hartem, trockenem Gras vorlieb, kratzt den zarten Grasschleier, der sich an den Bachufern hie und da findet, mit seiner rauhen Zunge ab, und nimmt notfalls seine Zuflucht zu Flechten und Moosen. Viele dieser alpinen Tiere sind sehr stenotherm und scheuen die Sommerhitze mehr als die Kälte, z. B. der Yak, die Wildschafe, die Steinböcke. Dem Nahrungsmangel, den die winterliche Schneedecke mit sich bringt, und dem härtesten Frost können sich die Homöothermen durch Wanderungen entziehen, da ja ihre Beweglichkeit durch die Kälte nicht herabgesetzt wird. Manche von den Vögeln sind Zugvögel, wie der Alpensegler *(Apus melba)*, oder die Flüevögel *(Prunella)*; aber auch die Standvögel ziehen sich in der kalten Jahreszeit in die Waldstufe und suchen in den Tälern Schutz vor den Winterstürmen, so Schneehuhn, Schneefink und Alpendohle; ebenso wandert der Wasserpieper *(Anthus spinoletta)* des Riesengebirges im Winter vom Kamm in die Täler [61]). Auch die Säuger des Hochgebirgs ziehen mit dem Wechsel der Jahreszeiten bergab und bergauf. Das Murmeltier *(Marmota)* legt sein Winterquartier am Rande der Waldstufe an; Gemse und Steinbock, Wildschaf und Alpenhase, selbst der winterharte gut geschützte Yak wandern. Schneereiche Örtlichkeiten und schneereiche Jahrgänge verstärken das Bergabwandern [62]).

Bei den niederen Temperaturen, die im Hochgebirge im Vergleich mit den Tälern und der Ebene herrschen, unterscheiden sich die homöothermen alpinen Tiere von den tiefer lebenden Artgenossen oder Verwandten durch jene Verkleinerungen der wärmeabgebenden Oberfläche, wie sie als Bergmannsche Regel zusammengefaßt worden sind (vgl. S. 392 ff.). So zeichnen sich die Baumläufer *(Certhia familiaris)* der Gebirge Vorarlbergs und der Schweiz durch bedeutendere Größe vor denen der Ebene aus [63]). Die Amsel *Turdus merula maxima*, die in Zentral-Kaschmir in Höhen von 3300 bis über 4000 m brütet, ist die größte der paläarktischen Amseln (Flügellänge 156—160 mm gegen

120—128 mm bei unserer Amsel)[64]), die Misteldrossel *(T. viscivorus bonapartei)* der Gebirge Mittelasiens übertrifft die unsere an Größe (Flügellänge 160—173 mm gegen 145—158 mm)[64]). Die Waldmaus *(Mus sylvaticus)* und die Wühlmäuse *(Evotomys glareolus nageri* und *Microtus arvalis)* aus dem Schweizer Hochgebirge sind größer als die aus den Tälern[65]). Die kurzohrigen und kurzschwänzigen Wühlmäuse (Arvicoliden) gehen im Gebirge höher als die echten Mäuse (Muriden) mit ihrer größeren Oberfläche. Die im Hochgebirge lebenden Spitzmäuse *(Sorex alpinus, Crossopus fodiens)* gehören zu den größten Arten ihrer Sippschaft.

Die Vögel des Hochgebirges bilden eine gemischte Gesellschaft von verschiedenster Lebensweise. Allermeist sind sie Bodenvögel, die verhältnismäßig wenig fliegen und ihre Nahrung am Boden finden; in den Páramos der Anden lebt sogar ein Specht *(Colaptes)* in solcher Weise und nährt sich vorwiegend von Ameisen. Ausnahmen sind neben den Raubvögeln z. B. die Felsenschwalbe *(Biblis rupestris)* und der Alpensegler *(Apus melba)*, die als reine Luftvögel ihre Beute im Fluge erhaschen. Baumvögel fehlen fast ganz; hierher wäre bei uns nur der Nußhäher *(Nucifraga caryocatactes)* zu rechnen, der bis in das Krummholzgebiet am Rande der alpinen Stufe heraufkommt. Die größte Mehrzahl der Hochgebirgsvögel sind Felsnister; sie legen ihr Nest in Felsspalten, -löchern und -höhlen an oder stellen es auf überdeckte Felsvorsprünge: so die Raubvögel, Schwalbe und Segler, die Alpendohle und Steinkrähe *(Pyrrhocorax pyrrhocorax* und *P. graculus)* Rotschwanz, Flüevogel und Bergfink *(Phoenicurus, Prunella, Montifringilla)*. Die Gewohnheit, am Felsen zu brüten, kommt oft der weiteren Verwandtschaft zu und äußert sich bei den Kulturfolgern so, daß sie die Häuser der Menschen als Ersatz für Felsen nehmen, wie Schwalben und Segler, Dohlen und Hausrotschwanz. Nur die Hühnervögel *(Lagopus, Alectoris, Tetraogallus)* weichen davon ab, in den Anden die Kolibris.

Nach ihrer vertikalen Verbreitung sind die alpinen Vögel teils stenozon alpin, wie *Gypaëtus, Lagopus* und *Tetraogallus, Prunella collaris, Montifringilla, Tichodroma,* teils euryzon, oft bis in die Ebene hinein gehend, wie der Steinadler *(Aquila chrysaëtos)*, der Rotschwanz *(Phoenicurus ochruros)*, die Ringdrossel *(Turdus torquatus)* und das Steinhuhn *(Alectoris graeca)*. Viele der alpinen Vögel haben eine außerordentlich weite Verbreitung; so trifft man Bewohner unserer Alpen in den europäischen, mittelasiatischen und nordafrikanischen Hochgebirgen in Varietäten oder nahe verwandten Arten wieder, oft zahlreiche Lokalrassen bildend, wie *Prunella, Phoenicurus, Montifringilla* und *Alectoris*. Der Kondor verbreitet sich durch die ganze Kette der Anden bis nach dem Feuerland, wo er an steilen Klippen unmittelbar an der Küste brütet.

Viele der alpinen Vögel sind Standvögel, die im Winter höchstens etwas tiefer gehen; Zugvögel sind nur wenige, wie Rotschwanz, Steinschwalbe und Alpensegler. Für die Alpen stellt v. Tschudi[66]) fest, daß im Hochgebirge die Zugvögel nach oben hin rascher verschwinden

als die Standvögel; im Tiefland übertrifft die Zahl der Zugvögel die der Standvögel um $^1/_3$, in der Bergstufe machen sie die Hälfte der Standvögel aus, in der unteren alpinen Stufe $^1/_3$, in der oberen nur $^1/_5$.

Für die Säuger ist das Leben im Hochgebirge beschwerlicher als für die Vögel. Aber die Ausschaltung der Konkurrenz und die stellenweise reichliche Nahrung hat doch bewirkt, daß sich eine stattliche Reihe von Säugern dem Leben in den baumlosen Höhen angepaßt hat. Die echten Gebirgssäuger sind fast durchweg Pflanzenfresser; wenige Insektenfresser und Fledermäuse sind kaum als Gebirgsbewohner gekennzeichnet. Die Raubtiere sind bezeichnenderweise fast durchweg euryzon; sie sind Einwanderer, die der Beute nachgezogen sind: so der braune Bär, der Irbis (*Felis uncia*), der Leopard (*F. pardus*), der Puma (*F. concolor*), auch die *Felis yaguarundi* und der Ozelot (*F. pardalis*) in den Anden, die sämtlich auch in der Ebene vorkommen. Die Pflanzenfresser sind teils Nager, teils Huftiere, und diese wieder mit Ausnahme der Klippschliefer (*Procavia*) Wiederkäuer. Viele Nager sind kleine Formen, echte Mäuse (Muriden) und Wühlmäuse (Arvicoliden), meist euryzon verbreitet; aber stenozon ist z. B. *Microtus nivalis*, die in den Schweizer Alpen bis 3500 m hoch geht und der höchstvorkommende Säuger in Europa ist. Auffälliger sind die großen Nager, wie das Murmeltier (*Marmota marmotta*) in Europa und seine mittelasiatischen Gattungsgenossen, in Südamerika die Hasenmäuse (*Lagidium*), die in den Anden bis zur Schneegrenze (5000 m) aufsteigen, und die Wollmäuse (*Chinchilla laniger* und *Ch. brevicaudata*), die einst in 2000—3000 m Höhe oft meilenweit alle Felsen bedeckten. Von Wiederkäuern kommen in Betracht außer dem Moschustier (*Moschus moschiferus*), das die schroffen Gehänge der mittelasiatischen Hochgebirge von Kaschmir bis China, vom Himalaya bis Sibirien bewohnt, hauptsächlich Cavicornier: neben dem Yak die drei Gruppen der Antilopen, Schafe und Ziegen. Von Antilopen sind nur einige wenige Formen zu Gebirgstieren geworden: die Gemsartigen (Rupicaprinae) mit der europäischen Gemse, dem Goral (*Nemorhaedus goral*) des Himalaya und der *Capricornis sumatrensis*, und dazu noch der Takin (*Budorcas taxicolor*) und der Orongo (*Pantholops hodgsoni*) Innerasiens, Formen, die durch ihren kräftigen, stämmigen Bau mit kurzem Hals, kurzem Schwanz, niedrigen Beinen und dichtem Pelz gegenüber den schlanken dünnbehaarten Antilopen der Steppe die Anpassung an ihren Wohnplatz bekunden (oben Abb. 113, S. 398). Schafe und Ziegen aber sind fast durchweg Gebirgsbewohner, meist Kinder des Hochgebirgs, die bis zur Schneegrenze aufsteigen. Alle setzen durch ihre Kletterfähigkeit und ihre gewaltige Sprungkraft in Erstaunen. Die Lamas der Anden schließen sich ihnen darin nicht ebenbürtig an. Das Guanaco (*Lama huanachus*) zwar klettert ausgezeichnet und läuft gemsenartig an den steilsten Hängen hin; das Vicuña (*Lama vicugna*) dagegen muß sich wegen der Empfindlichkeit seiner Hufe vorwiegend auf bewachsenem Boden halten. Beide sind nicht ausschließlich Hochgebirgstiere, sondern steigen auch in die Täler hinab; das Guanaco bewohnt auch die patagonische Ebene. — Als Hochgebirgstiere in

Afrika sind noch die Paviane zu nennen, von denen der Dschelada (*Theropithecus gelada*) in großen Scharen die alpine Stufe Abessyniens in 3000—4000 m Höhe bewohnt, während er an der unteren Grenze des Hochgebirgs nur in kleinen Trupps vorkommt. Den Hang zum Aufenthalt auf Felsen haben auch andere seiner Sippschaft mit ihm gemein; doch bewohnen Mantelpavian (*Papio hamadryas*) und Bärenpavian (*P. porcinus*) nur mittlere Höhen.

Literatur.

1) Aggazzotti, Arch. ital. Biol. 52, S. 265. — **2)** A. Schlagintweit, Arch. f. Natg. 28^{1}, S. 253—265. — **3)** H. J. A. van Voornveld, Arch. ges. Physiol. 92, S. 1—60. K. Bürker, Ebenda 105, S. 480—535. N. Zuntz, A. Loewy, F. Müller und W. Caspari, Höhenklima und Bergwanderungen in ihrer Wirkung auf den Menschen. Berlin 1905. O. Cohnheim, Erg. Physiol. 1, S. 621 ff. und 12, S. 633—659. A. Loewy, Naturw. 10, S. 920—922. — **4)** E. Handschin, Beiträge zur Kenntnis der wirbellosen terrestrischen Nivalfauna der Schweizerischen Hochgebirge. Diss. Basel 1919, S. 18. — **5)** Meteorol. Ztschr. 1890, S. 381—385. — **6)** C. Heller, S.B. Ak. Wiss. Wien, m.-natw. Cl. 83^{1}, S. 122 ff. — **7)** Ad. und Aug. Speyer, Die geogr. Verbr. der Schmetterlinge Deutschlands und der Schweiz 2, S. 23 ff. — **8)** E. Handschin, vgl. [4]), S. 102 f. — **9)** *Pax, Tierwelt Schlesiens, S. 188 f. — **10)** *Fatio, Faune de la Suisse 3, S. 280. — **11)** G. v. Burg, Zbl. Zool. Biol. 4, S. 147. — **12)** Schaufuß in *Calwers Käferbuch, S. 943. — **13)** F. Netolitzky, Zbl. Z. Biol. 6, S. 226. — **14)** C. Heller, S.B. Ak. Wiss. Wien, m.-natw. Cl. 83^{1}, S. 109. — **15)** E. Handschin, vgl. [4]), S. 114, dort auch weitere Fälle; ebenso bei *Pax, Tw. Schlesiens, S. 188. — **16)** *Reise Südamerika, S. 178. — **17)** Zbl. Z. Biol. 4, S. 85. — **18)** A. Seitz, ZJb. Syst. 5, S. 336 f. — **19)** *Fatio, Faune de la Suisse 1, S. 164. — **20)** Arch. f. Natg. 35^{1}, S. 253. — **21)** A. Jacobi, Zeitschr. Ges. f. Erdkunde, Berlin 35, S. 179 f. — **22)** C. Hart Merriam, Science 23, S. 241—257. — **23)** E. v. Martens, Weich- und Schaltiere. Leipzig und Prag 1883, S. 225. — **24)** *Bürger, Chile, S. 165. — **25)** *Dahl, Ökolog. Tiergeogr. 1, S. 24. — **26)** Mitt. Nat. Ver. Steiermark 1888, S. 235. — **27)** E. Handschin, vgl. [4]), S. 96. — **28)** Ann. Soc. Entom. France 1908, cit. nach Handschin, vgl. [4]). — **29)** A. Pagenstecher, ~~Jhefte Nassau.~~ Ver. 51, S. 158. — **30)** A. Reichenow, Vögel Afrikas 1, Neudamm 1900, S. IC. — **31)** *Koningsberger, Java, S. 7. — **32)** A. Jacobi, Zeitschr. Ges. Erdkde. Berlin 35, S. 175 ff. — **33)** S.B. Ak. Wiss. Wien, m.-natw. Cl. 83^{1}, S. 108. — **34)** E. Handschin, vgl. [4]), S. 108. — **35)** E. Handschin, vgl. [4]). — **36)** Nach Wittrock in *Nordenskjöld, Studien und Forschungen, S. 116. — **37)** R. Puschnig, Verh. zool.-bot. Ges. Wien 60, S. 1—60. S. 45 f. — **38)** S.B. Ak. Wiss. Wien, m.-natw. Cl. 123^{1}, S. 368. — **39)** Zool. Cbl. 6, S. 91. — **40)** E. Handschin, vgl. [4]), S. 53. — **41)** S.B. Ak. Wiss. Wien, m.-natw. Cl. 83^{1}, S. 128. — **42)** *v. Tschudi, Tierleben der Alpenwelt, S. 268. — **43)** *Naturalist, S. 331. — **44)** *North Celebes, S. 46. — **45)** *Celebes 2, S. 248 und 330. — **46)** *Volkens, Kilimandscharo, S. 355. — **47)** W. Stoll, Vjschr. Natf. Ges. Zürich 38, S. 315 bis 334. — **48)** E. Handschin, vgl. [4]), S. 51. — **49)** Verh. Zool. bot. Ges. Wien 16, S. 865. — **50)** E. Zugmayer, ZJb. Syst. 27, S. 482. — **51)** *Bürger, Südamerika, S. 190. — **52)** E. A. Goeldi, Petermanns

30a) Chapin 1923, Amer. Nat., 57, p. 106–125.

Sarasin 142, 153, 75 (2) 89

Mitt. 59^2, S. 103. — **53**) *Zschokke, Hochgebirgsseen, S. 272. — **54**) Hs. Wunderer, ZJb. Syst. 27, S. 41. — **55**) W. Evans, Zool. Cbl. 2, S. 180. — **56**) *Deutschostafrika 3, S. 50. — **57**) *Volkens, Kilimandscharo, S. 352. — **58**) E. Zugmayer, ZJb. Syst. 27, S. 481 ff. — **59**) ZJb. Syst. 29, S. 689—714. — **60**) *Bürger, Chile, S. 165. — **61**) *Pax, Tierwelt Schlesiens, S. 179. — **62**) *v. Middendorf, Sibir. Reise 4^2, S. 1146. *Brehm, Vorträge, S. 181. — **63**) C. Ingram, Zbl. Zool. Biol. 4, S. 152. — **64**) *Hartert, Vögel 1, S. 670, 649. — **65**) *Goeldi, Tierw. d. Schweiz, S. 227, 230. — **66**) *Tierleben der Alpenwelt, S. 65.

XXV. Die Tierwelt der Polargebiete.

Mit den Lebensbedingungen im Hochgebirge zeigen die in den Polargebieten in vieler Beziehung eine große Übereinstimmung. Je mehr man sich dem Pole nähert, um so mehr nimmt, wie beim Anstieg im Hochgebirge, die Amplitude der täglichen und jährlichen Temperaturschwankungen ab. Die große Masse der Niederschläge wird bei der niederen Temperatur als Schnee gespeichert, dessen Anhäufung zur Bildung gewaltiger Gletscher Anlaß gibt. Zugleich ist für die gute Jahreszeit an solchen Stellen, die durch Wind und Sonne von Schnee befreit sind, für reichliche Bodenfeuchtigkeit gesorgt. Kurze Sommer folgen langen Wintern; erst gegen Ende Mai und Anfang Juni sind auch von ebenen Stellen die ungeheuren Schneemassen des Winters verschwunden, und schon von Mitte August an stellen sich die Vorboten der kalten Jahreszeit wieder ein. Ewiger Schnee bedeckt selbst unbedeutende Erhebungen, ja zuweilen ungeheure Strecken, wie das grönländische Binneneis, und die Gletscher reichen bis zur Meeresküste. Wo aber die Sonne nicht durch Nebel ferngehalten wird, da befreit sie den Boden dort, wo der Wind vorgearbeitet hat, schnell von seiner Eisdecke, erwärmt ihn und die unterste Luftschicht auf den 3—6fachen Betrag der gleichzeitigen Lufttemperatur und schafft damit für die kleinen, pökilothermen Bodenbewohner günstige Bedingungen. G. Andersson fand am 7. Juli im Bel-Sund (Spitzbergen), bei einer Lufttemperatur von $+4{,}7^0$ C in einem Abstand von 1 m über dem Boden, auf der Oberfläche des Pflanzenpolsters $+15{,}5^0$, obwohl in einer Tiefe von 30—35 cm der Boden schon gefroren ist. Die warme aufsteigende Luft folgt dem Hange der Berge und hilft dort den Schnee abschmelzen; so können sich auch im Hügelland bis über 300 m hinauf Hänge mit grünem Rasen, Blütenpflanzen und Beersträuchern entwickeln, die die Grundlage für das höhere Tierleben bilden. Pflanzen mit tiefer reichenden Wurzeln, vor allem Bäume fehlen, natürlich wegen des Eisuntergrundes, ebenso wie in der Tundra (oben S. 495), die sich, mit ihrem Mangel an hochwachsenden Pflanzen und dem Fehlen frostgeschützter Schlupfwinkel im Boden, ununterbrochen in das Polargebiet fortsetzt. Im Gebirge wie im Polargebiet werden diese eigenartigen

Bedingungen immer ausgesprochener, wenn man von der Baumgrenze zum ewigen Schnee fortschreitet. Aber während es im Gebirge wenige Kilometer sind, auf denen sich diese Änderungen schnell vollziehen, dehnt sich gegen den Pol der Übergang über weite Strecken aus.

Wesentliche Unterschiede zwischen den Polargebieten und dem Hochgebirge bestehen aber darin, daß dort keine Abnahme des Luftdrucks vorhanden ist mit ihren Folgen für das Leben der Homöothermen, und besonders daß die Verteilung der Sonnenbestrahlung eine andere ist. Im Polargebiet sind im Sommer die Nächte kurz, ja in der Zeit um die Sonnenwende wird die Helligkeit überhaupt nicht unterbrochen Die Mitternachtssonne ermöglicht es den Tieren, ohne Unterbrechung ihrer Nahrung nachzugehen. Für viele Tiere, wie die meisten Vögel und sehr viele Insekten, bedeutet die Dunkelheit eine erzwungene Ruhe, weil sie sich beim Herumschweifen und bei der Nahrungssuche durch die Augen leiten lassen. Unsere Haushühner kommen mit 3 Stunden Schlaf aus, und viele unserer Singvögel schlafen in den Sommernächten gar nicht, wohl aber in den heißen Mittagsstunden; auch Ameisen hat man im hellen Mondlicht arbeiten sehen[1]). So beobachtete v. d. Steinen die Sturmvögel Südgeorgiens Tag und Nacht in ununterbrochener Tätigkeit; auf dem See Mývatn in Island sind die Enten bei Nacht ebenso in Bewegung wie bei Tag, und die Hummeln der Arktis unterbrechen ihre Arbeit in den hellen Nachtstunden nicht, wie andere Insekten das dort tun[2]). Das bedeutet eine wesentliche Verlängerung des so kurzen Sommers für die Versorgung der Brut mit Nahrung. Diese lange Tagesdauer befördert auch die Schnelligkeit des Pflanzenwachstums ungemein: der Rasen schießt hervor, und viele Pflanzen können trotz der kurzen Zeitspanne, die ihnen vergönnt ist, Blüten treiben und Früchte reifen. Das ist für das Tierleben von wesentlicher Bedeutung.

Doch so vergleichsweise günstige Verhältnisse herrschen nicht gleicherweise an beiden Polen. Die Antarktis steht darin zur Arktis (und zum Hochgebirge) in einem gewaltigen Gegensatz. In den südpolaren Gebieten herrscht ein ozeanisches Klima, in dem die jährlichen Schwankungen der Temperatur mehr ausgeglichen sind; die Winter sind weniger kalt und die Sommer weniger warm als in der Arktis. Die mittlere Jahrestemperatur in Grahamland (65—66° südl. Br.) ist an der Ostküste —11,8°, an der Westküste —5,4° C; die von Nyshne-Kolymsk (69° nördl. Br.) ist ähnlich, etwa —10°; aber hier, in Ostsibirien, fehlt es nicht an Leben, während in Grahamland am Lande fast alle Lebewesen fehlen. Die tiefe Lage des Jahresmittels an sich ist der Entfaltung von Pflanzen- und Tierleben nicht hinderlich, wenn nur die Verteilung der Temperaturen so ist, daß der Sommer genügend Wärme entwickelt. Aber auf der Seymourinsel (64° südl. Br.) z. B., in entsprechender Breite wie etwa Drontheim, hat der wärmste Monat, der Januar, eine mittlere Temperatur von —0,9°, die 3 Sommermonate eine solche von —2,15°. In der Antarktis bleibt die Sommertemperatur beinahe beständig unter dem Minimum, das für die notwendigen Funk-

tionen höherer Pflanzen erforderlich ist. Daher gibt es im Südpolargebiet so gut wie keine Blütenpflanzen, und nur wenige Arten von Moosen und Flechten können kümmerlich gedeihen. Schon die subantarktischen Süd-Orkney-Inseln (61° südl. Br.) sind ohne alle höheren Pflanzen, während in Spitzbergen (79° nördl. Br.) im Sommer Blumen von 100 Arten hervorsprießen. So fehlen denn auch dem antarktischen Gebiete alle echten Landwirbeltiere; was dort lebt an Vögeln und Robben, ist Kostgänger der unendlichen Lebensfülle des Meeres. Das niedere Tierleben aber ist überraschend ärmlich, da ja ganz allgemein die Kryptogamen des Landes sehr wenig Liebhaber finden; winzige Springschwänze (Collembolen), Bärtierchen (Tardigraden), Milben (Acarinen) und Fadenwürmer (Nematoden) und sehr wenige kleine Insekten (Käferchen, Motten, Fliegen) sind alles, was sich hier zwischen Moosen und Flechten birgt.

Aber auch im Nordpolargebiet ist das Landtierleben, das vom Meere unabhängig ist, keineswegs reich. Wie im Gebirge gegen die nivale Stufe hin die Artenzahl und meist auch die Stückzahl der Tiere abnimmt, so auch in der Arktis. Auch hier herrscht eine scharfe Auslese, die nur verhältnismäßig wenige Arten überleben läßt. So beläuft sich die Artenzahl der Insekten im arktischen Skandinavien auf 2596, in Grönland auf 437, in Island auf 326, in Nowaja-Semlja und Waigatsch auf 208, in Spitzbergen und auf der Bäreninsel auf 94 Arten. Für Hymenopteren sind festgestellt im arktischen Skandinavien (nördlich vom 65° nördl. Br.) 380, in Grönland (nördlich vom 60°) 66, in Nowaja-Semlja und Waigatsch (71—76°) 31, auf Spitzbergen und der Bäreninsel (76—81°) 15 Arten[3]. Die Auswahl dieser Überlebenden trägt ähnliche Züge wie im Hochgebirge; es sind die gleichen Sippen von Tieren, dieselben Ordnungen und Familien. Die Tiere der Arktis sind, wie die des Hochgebirges, zum Teil euryzon und reichen aus niederen Breiten mehr oder weniger weit gegen den Pol; zum Teil sind sie stenozon und fehlen in südlicher gelegenen Gebieten. So sind von 565 in der Arktis vorkommenden Hymenopterenarten nur 86 Arten auf dies Gebiet beschränkt.

Manche Tiere der Arktis finden sich nun auch in der alpinen Stufe der Hochgebirge und auf den Gipfeln hoher Mittelgebirgsberge (z. B. Brocken im Harz, Schneekoppe im Riesengebirge, Mt. Washington in den White Hills U.S.A.) in identischen Arten wieder. Wenn das bei euryzonen Tieren beobachtet wird, so ist das nicht verwunderlich. Daß sich der Springschwanz *Entomobrya nivalis* oder das Bärtierchen *Macrobiotus macronyx* oder das Schneckchen *Euconulus fulvus* sowohl im Hochnorden wie im Hochgebirge findet, erklärt sich genugsam damit, daß diese eurythermen Tiere auch im Zwischengebiet nicht fehlen; auch bei Zugvögeln, wie der Ringdrossel (*Turdus torquatus*), ist das erklärlich, da für sie das wärmere Zwischengebiet keine Schranke bedeutet. Wenn aber Schmetterlinge wie *Lycaena orbitulus* in Lappland, Labrador und dem polaren Amerika einerseits, in den Pyrenäen, Alpen, den kleinasiatischen und mittelasiatischen Hochgebirgen andererseits vorkommen, im Zwischengebiet aber fehlen, oder wenn ein Standvogel

wie das nordische Schneehuhn (*Lagopus mutus*) sich mit dem Alpenschneehuhn oder der Polarhase (*Lepus timidus*) mit dem weißen Alpenhasen nächstverwandt erweist, so bedarf eine solche Verbreitung einer Erklärung um so mehr, als solche Fälle arktisch-alpiner Verbreitung besonders bei Insekten, aber auch bei Spinnentieren und Mollusken nichts Seltenes sind und auch bei einigen Wirbeltieren vorkommen. Das Verständnis dafür erschließt uns die historische Erklärung, daß die Eiszeit einst die klimatischen Schranken, die jetzt die Verbreitungsgebiete dieser Arten trennen, beseitigt und eine Brücke zwischen Hochnorden und Hochgebirge geschlagen hat, wie das früher (S. 104) geschildert worden ist. Die Analogien zwischen Hochnorden und Hochgebirge werden uns bei der folgenden Betrachtung der arktischen Tierwelt immer wieder begegnen.

Von Insekten sind in der Arktis nicht alle Ordnungen vertreten; die Thysanura, die Orthoptera i. e. S. (Heuschrecken), die Panorpata fehlen; andere, wie Ephemeridae, Dermaptera und Neuroptera sind sehr spärlich. Der Anteil der einzelnen Insektenordnungen an der Bevölkerung der Arktis ist ein ganz anderer, als nach dem allgemeinen Verhältnis ihrer Artenzahl zu schließen wäre. So überwiegen, wie im Hochgebirge bei weitem die Dipteren; dann folgen Hymenopteren, Käfer, Collembolen, Schmetterlinge, während die Reihenfolge nach der Gesamtzahl der Arten wesentlich anders ist, wie die Tabelle zeigt. Es verteilt sich die Gesamtzahl der Arten wie folgt:

	Dipt.	Hymenopt.	Coleopt.	Collemb.	Lepidopt.
auf der ganzen Erde . . .	11,4%	14,3%	44,9%	1,17%	15,6%
in Grönland	43,0	15,1	9,3	3,2	10,5
in Now.-Semlja und Waigatsch	47,4	27,0	9,3	8,8	5,8
in Spitzbergen und Bäreninsel	70,0	18,6	0,0	7,2	2,1

Diese Auswahl ist, außer durch die verschiedene Widerstandsfähigkeit der einzelnen Gruppen im erwachsenen Zustand und in ihren Entwicklungsstufen, auch durch die vorhandene Nahrung bedingt. Die von frischen Pflanzen lebenden Insekten verschwinden gegen Norden viel schneller als die, deren Nahrung in zerfallenden Pflanzenresten oder in Tieren besteht[4]). Im einzelnen ist zu den verschiedenen Ordnungen noch mancherlei zu bemerken.

Springschwänze (Collembolen) kommen, in ganz ähnlicher Weise wie im Hochgebirge, auch auf Schnee und Gletschereis vor; der Gletscherfloh von Spitzbergen, *Isotoma nivalis*, ist nur halb so groß wie die *Isotoma saltans* der Alpen, findet sich aber ebenfalls in solchen Mengen, daß er das Eis in Flecken bis zu einem Quadratfuß Größe schwarz färbt. Mit ihm findet sich im Eis zuweilen eine Reihe von Formen, deren Widerstandsfähigkeit aus der Besprechung der Moosfauna (oben S. 362 f.) bekannt ist: Infusorien, Rädertierchen, Nematoden und das Bärtierchen *Macrobiotus macronyx*[5]). Von arktisch-alpinen Collembolen sind acht Arten bekannt[6]).

Von Orthopteren i. w. S. kommen nur wenige Corrodentia und Dermaptera im polaren Gebiete (Grönland) vor; Heuschrecken Saltatoria) reichen nur mit wenigen, weitverbreiteten Arten, z. B.

Podisma frigida und *Gomphocerus sibiricus*, bis an dessen Grenze, wie sie ja auch in den Alpen an der Schneegrenze fast ganz fehlen. Die ebenso wärmebedürftigen Hemipteren sind im hohen Norden nur durch wenige Arten Blattläuse und einige Wanzen vertreten, von denen die Uferwanzen *Acanthia* und die abgehärtete *Lygaeiden*-Gattung *Nysius* auch in den Alpen bis zur nivalen Stufe emporsteigen [7]).

Käfer sind in der Arktis auffällig artenarm. Auch hier sind arktisch-alpine Arten bekannt; von 12 Mistkäferarten des arktischen Norwegens z. B. sind 10 auch in der alpinen und subnivalen Stufe der Alpen vertreten [8]).

Bei den Schmetterlingen der Arktis zeigt sich die Ähnlichkeit mit denen der Hochgebirge sehr ausgesprochen. In beiden Gebieten sind die Gattungen *Pieris*, *Colias*, *Polyommatus*, *Lycaena*, *Maniola*, *Oeneis*, *Vanessa*, *Argynnis*, *Melitaea* und *Syrichthys* vertreten; Schwärmer und Spinner sind hier wie dort spärlich; von Eulen und Spannern sind zahlreiche Gattungen und Arten beiden Bezirken gemeinsam. Ähnliches gilt für die Kleinschmetterlinge. Diese Ähnlichkeit zwischen Arktis und Hochgebirge umfaßt die Hochgebirge von ganz Eurasien und Nordamerika und greift selbst bis Südamerika hinüber [9]). Allgemein sind es nur kleine Arten, die im Polargebiet vorkommen. Arten mit euryphagen Raupen, die sich mit besonders widerstandsfähigen und ausdauernden Gräsern, niederen Pflanzen und Stauden begnügen, können am besten ausdauern. Ihre Entwicklungsdauer ist, wie bei denen des Hochgebirges, oft zweijährig. Die arktische Varietät des weitverbreiteten kleinen Fuchses (*Vanessa urticae*) kann man auch durch Einwirkung niederer Temperatur auf die Puppen mitteleuropäischer Falter züchten. — Nordisch-endemische Formen sind spärlich.

Von Hymenopteren sind die Blattwespen (Tenthrediniden) und Schlupfwespen (Ichneumoniden im Linnéschen Sinne) am zahlreichsten; Ameisen sind selten, nur wenige *Lasius*-Arten kommen vor; unter den Bienen (Apiden) herrschen durchaus die Hummeln (*Bombus*) vor und bilden im rein arktischen Gebiet meist die einzigen Vertreter. Auch das erinnert an das Hochgebirge. Bei den Hummeln wird die Wärme, die durch die Muskeltätigkeit beim Flug entsteht, dank der geringen Oberflächenentwicklung des plumpen Körpers und der dichten Behaarung zusammengehalten; so können diese Tiere auch bei kühlerer Witterung, wenn andere Fluginsekten sich still verhalten, in Tätigkeit sein, um so besser, je größer und behaarter sie sind. Sie nehmen denn auch an Rauhhaarigkeit und Größe zu, je höher hinauf nach Norden sie leben, ebenso wie im Hochgebirge. *Bombus consobrinus* des arktischen Norwegens ist größer als die größten Arten des Flachlands (*B. terrestris* und *B. hortorum*), aber nicht so langhaarig; *B. kirbyellus*, die in Westgrönland bis $77\frac{1}{2}^{0}$ nördl. Br. gefunden wurde, ist noch größer und breiter und ziemlich lang behaart; *B. hyperboreus*, die überall im rein arktischen Gebiet vorkommt, ist die größte und am stärksten behaarte Art. Die großen Arten kommen am frühesten aus dem Winterquartier, auf den arktischen Inseln Amerikas schon Anfang Juni, die kleinen Arten folgen erst Mitte oder Ende Juli [10]). Da die

Tiere auch während der hellen Sommernächte mit ihrer Arbeit fortfahren, bringen sie hinreichend Nahrung zusammen, um die Entwicklung ihrer Larven noch im gleichen Sommer zum Abschluß zu bringen.

Auch die Zahl der Spinnenarten vermindert sich sehr nach Norden zu. Während in Lappland 219 Arten vorkommen, sind aus Grönland 46, von den arktischen Inseln nur 29 Arten bekannt.

Die Binnenschnecken der Arktis sind alle sehr klein und leben mit Vorliebe am Rande von Quellen. In Norwegen, unter dem günstigen Einfluß des Golfstromes, überschreiten 50 Arten die Baumgrenze; in Island sind 24 Schneckenarten gefunden worden, in Grönland 9 Arten, 5 Land- und 4 Wasserschnecken. Die Schneckchen sind allermeist euryzon, z. B. *Euconulus fulvus*, *Cionella lubrica*, *Vitrina diaphana* und einige Pupiden. Nur *Helix (Acanthinula) harpa*, die in Nordskandinavien, Kamschatka und Kanada vorkommt, ist arktisch-alpin, aber nur von einem alpinen Fundort, der Riffelalp (2000 m hoch), bekannt.

Wie im Hochgebirge, so sind auch in der Arktis Amphibien und Reptilien spärlich. Es überschreiten im ganzen 2 Reptilien und 6 Batrachier den Polarkreis; in Europa tun dies der Grasfrosch (*Rana fusca*) und der Moorfrosch (*R. arvalis*), die Bergeidechse (*Lacerta vivipara*) und die Kreuzotter (*Pelias berus*), letztere beide lebendig gebärend (vgl. oben S. 527). Drei davon sind in Europa die gleichen Arten, die auch im Hochgebirge am höchsten gehen. Aber auf die arktischen Inseln geht keine von diesen Arten. Auf Island kamen bis zum Winter 1829/30 Amphibien vor; jetzt fehlen sie; wahrscheinlich hat sie die damalige Kälte alle getötet[11]).

Unter ganz anderen Bedingungen leben die Homöothermen, die Vögel und Säuger. Sie sind durch ihre gleichbleibende Körperwärme von der Temperatur der Umgebung so lange unabhängig, als es ihnen gelingt, diese Binnentemperatur auf der normalen Höhe zu erhalten. Diese Aufgabe ist aber bei den niederen Temperaturen des polaren Winters besonders schwer (vgl. oben S. 390). Möglichste Verminderung der Wärmeabgabe ist das Hauptmittel, um das Leben dieser Tiere während der kalten Zeit zu ermöglichen. Bei allen Homöothermen finden wir daher Maßnahmen für einen gründlichen Wärmeschutz in mannigfacher Weise durchgeführt.

Überall findet sich als Wärmeschutz ein dichtes Feder- bzw. Haarkleid, das eine Isolierschicht in Gestalt eines dicken Luftmantels umschließt. Bei den kleinen Formen, wie Eisfuchs, Schneehase, Lemming, genügt die dichte seidige Behaarung, die sich über eine reiche Unterwolle deckt; denn sie können sich vor Sturm und Schneetreiben in Spalten, Schneehöhlen u. dgl. zurückziehen und sich einschneien lassen. Ren und Moschusochse dagegen müssen besser gesichert sein. Die Grannenhaare des Pelzes sind beim Ren an der Spitze dicker als an dem kegelförmig verdünnten Wurzelende, schließen daher dicht zusammen und sind so lufthaltig, daß sie als beste Füllung für Schwimmjacken benutzt werden[12]). Beim Moschusochsen hängen vliesige Haare

von 60—80 cm Länge über die dichte Unterwolle herab. Bei manchen polaren Standvögeln sind auch die Läufe und Zehen befiedert, so bei der Schneeeule (*Nyctea nyctea*) und beim Schneehuhn (*Lagopus hyperboreus*), bei diesem auch die Sohlen. Ebenso sind beim Schneehasen, Eisfuchs und Eisbären die Sohlen behaart. Im Frühjahr tritt dann eine Mauser bzw. ein Haarwechsel ein, der den Tieren ein leichteres Sommerkleid schafft.

Ein trefflicher Schutz gegen Wärmeabgabe ist ferner eine dicke Fettschicht unter der Haut, zugleich ein Nahrungsspeicher für die Fastenzeit des Winters. Beim Ren wird diese Schicht 3—5 cm dick[13]), und selbst die Schneehasen, deren Verwandter bei uns, *Lepus europaeus*, kaum jemals eine Spur von Fett zeigt, sind zu Beginn des Winters sehr fett. Die Voraussetzung für eine solche Speicherung ist eine günstige Ernährung während des Sommers. Dies um so mehr, als zu niedrige Temperatur ohnedies den Nahrungsverbrauch steigert; denn nach Richets Versuchen stellt sich beim Hunde der Verbrauch im Sommer zu dem im Winter wie 2 : 3[14]). Die Winternahrung freilich ist spärlich. Pflanzenfresser finden dort, wo die Schneedecke infolge des Windes dünn ist und sie mit Erfolg nach Futter scharren können, Gras und Kräuter, besonders aber Flechten und Moose, die Schneehühner Beeren und Laub der *Vaccinium*-Arten. Aber sie brauchen noch Zubuße, und haben bis zum Frühjahr ihre Fettlage fast ganz aufgebraucht.

Die zeitweilige Knappheit der Nahrung bei starkem Bedarf macht viele nordische Tiere, besonders Raubtiere, zu Allesfressern. Die Schneeeule hält sich im Notfall an Aas und Fische; Möven genießen die tranreiche Losung des Eisbären oder die Reste der Mahlzeiten des Eisfuchses; beim Eissturmvogel (*Fulmarus glacialis*) hat man neben Fischen auch Aas, Planktontiere und selbst Pflanzenstoffe im Magen gefunden, und der Strandläufer *Tringa striata* hat sich in Spitzbergen an Pflanzenkost gewöhnt. Der Eisbär frißt in Ermangelung von Robben auch Fische und Vogeleier und verschmäht selbst pflanzliche Nahrung nicht; der Eisfuchs vollends lebt von allem, dessen er habhaft werden kann, sogar von Muscheln und anderen Erzeugnissen des Meeres. Ja selbst das Ren macht keine Ausnahme, frißt an der Küste das ausgeworfene Seegras und nimmt selbst gelegentlich einen Lemming[15]). Manche Säuger legen sich sogar Nahrungsvorräte für den Winter an; die Lemminge (*Dicrostonyx torquatus* und *hudsonius*) sammeln Würzelchen in Gruben, die sie unter einem Steine ausscharren, und der Eisfuchs birgt zur Zeit des Überflusses Schneehühner und anderes Geflügel in einer Eisspalte.

Wichtig für die Verminderung der Wärmeabgabe ist auch die Verkleinerung der Oberfläche durch gedrungene Gestalt, sowie entsprechend der Bergmannschen Regel (vgl. S. 392) durch Steigerung der Gesamtgröße bei gleichzeitiger Verkürzung der Anhänge, besonders der Ohren und des Schwanzes. Ein Muster solcher kompakter Gestalt ist der Moschusochs (*Ovibos*): seine Beine sind so kurz, daß er bei 2,5 m Länge nur 1,1 m hoch ist; der Hals ist gedrungen, der Schwanz mißt nur 7 cm, die Ohrmuscheln sind fast ganz im Pelz versteckt.

Die arktischen Homöothermen sind vielfach größer als ihre nächsten Verwandten in gemäßigtem Klima, ganz im Gegensatz zu den Pökilothermen, die klein sein müssen in Anpassung an die Kürze der zur Entwicklung verfügbaren Zeit. Der polare Kolkrabe (*Corvus corax*) ist der Riese seiner Art (Körpergewicht in Island 1750 g, bei uns 1300 g); der Steinschmätzer Grönlands (*Saxicola oenanthe leucorhoea*) ist größer als der europäische; der Leinzeisig (*Acanthis hornemanni hornemanni*) des Hochnordens übertrifft den lappländischen (*A. horn. exilipes*) bedeutend an Größe; das polare Schneehuhn *Lagopus mutus hyperboreus* ist wesentlich größer als das skandinavische *L. m. mutus;* der grönländische Schneehase (*Lepus timidus groenlandicus*) hat eine Schädellänge von 86 mm gegenüber 70 mm bei der schottischen und 75 mm bei der skandinavischen Form. Freilich gibt es auch Ausnahmen; vor allem hat das Ren Spitzbergens kleinere Ausmaße als das des Festlands oder das von Nowaja-Semlja; aber es erhält seinen Wärmeschutz auf andere Weise: es hat einen gedrungenen Körper und kürzere Beine als diese und ist ungleich fetter[16]). Ebenso ist in Nordamerika das Ren im bewaldeten Teile der Felsengebirge größer als das der Barren Grounds und der Eismeerinseln.

Im Wärmehaushalt der polaren Homöothermen gibt es aber noch eine weitere Anpassung, wodurch sie in auffälligem Gegensatz zu den Pökilothermen stehen. Während diese letzteren fast durchweg dunkel gefärbt sind und dadurch die Wärmestrahlen des Sonnenlichts während des Sommers, wo sie ja allein aktiv leben, nach Möglichkeit ausnutzen können, sind die Homöothermen hell gefärbt, viele von ihnen ganz weiß. Weiße Flächen strahlen die Wärme in geringerem Maße aus als dunkle; so ist also diese Färbung ein Mittel gegen Wärmeabgabe für Tiere, bei denen die Verhinderung der Wärmeabgabe in der kalten Umgebung wichtiger ist als die möglichste Ausnutzung der ohnehin nicht sehr hohen Wärmezufuhr durch die Sonnenbestrahlung. Die frühere Auffassung, daß die Weißfärbung der Polartiere eine Schutzfärbung sei, indem sie Räuber und Beute gleicher Weise in der Schneelandschaft unsichtbar macht, bleibt dabei in vielen Fällen sicher zu Recht bestehen. Die Schneehühner z. B. halten sich in gemäßigtem Klima bei Tauwetter, solange sie noch ihr weißes Winterkleid tragen, auf den übriggebliebenen Schneeflecken[17]). Andererseits aber kommt eine solche Erklärung für Grönlandsfalk und Schneeeule nicht in Betracht; Feinde, vor denen sie ihre weiße Farbe schützen müßte, haben sie nicht; da sie jedoch ihre Beute fliegend ergreifen, kann die Weißfärbung sie nicht vor den Blicken ihrer Jagdtiere verbergen. Auch in der Antarktis, wo Landsäuger fehlen, tritt die Weißfärbung bei vielen Vögeln auf, auch bei solchen, die sicher keinen Feind in der dortigen Vogelwelt zu fürchten haben; so sind von dem Riesensturmvogel (*Macronectes giganteus*) die weißen Varietäten innerhalb des polaren Gebietes viel häufiger als in niederen Breiten[18]). Bei dem schwachen Licht der kurzen Tage des Polarwinters scheint überhaupt die Bedeutung der Weißfärbung als Sichtschutz gering. Dagegen ist für die homöothermen Tiere im Polargebiet jede Wärmeersparnis von Wichtig-

keit; denn während des größten Teils des Jahres ist ihre einzige Wärmequelle der Stoffwechsel, und von der Sonnenwärme sind sie nur mittelbar abhängig. Daher ist in den Polargebieten die Zahl der weißen Tiere so groß, während in den Tropen solche selten sind. Ganz weiß sind Schneehuhn, Schneeeule, Schneehase, Eisfuchs (die „blauen Füchse“ sind nicht Sommertiere, sondern auch im Winter so gefärbt), Eisbär. Sehr hell ist das grönländische Ren und der Grönlandfalke (*Falco rusticolus candicans*). Die Zahl der weißen Wölfe nimmt in Nordamerika gegen den Pol zu. Winterweiß sind die Lemminge (*Dicrostonyx torquatus, D. hudsonius*) und das Hermelin. Die Schneeammer ist im Winterkleid unterseits ganz weiß, oben rostrot. *Acanthis hornemanni*, allerdings nur ein Sommerbrutvogel, ist der hellste aller Leinzeisige.

Einen Winterschlaf gestattet die niedrige Temperatur des arktischen Winters nicht (vgl. S. 496). Tiefe Höhlen kommen als wärmerer Zufluchtsort nicht in Betracht; denn in der Tiefe des Bodens herrscht mittlere Jahrestemperatur, und die ist hier unter 0°; der Boden bleibt, schon von 30—40 cm Tiefe an, jahrein jahraus gefroren. So müssen denn im Hochnorden fast alle Homöothermen wandern. Auch die „Standvögel“ wie Schneeammer, Grönlandfalk, Kolkrabe müssen dem Eise und dem tiefen Schnee weichen und suchen etwas südlichere Gebiete und die Küste des offenen Meeres auf. Das Karibu (*Rangifer cariboo*), das Ren der Barren Grounds, der amerikanisch-arktischen Inseln und Grönlands, wandert in gewaltigen Scharen südwärts, gefolgt vom Wolf. Das spitzbergische Ren (*R. tarandus*) dagegen bleibt stets auf der Insel. Auch Schneehase und Moschusochse halten im allgemeinen ihren Standort fest und suchen höchstens die günstigsten sturmgeschützten Wohnplätze auf. Das Schneehuhn scharrt im Winter unterirdische Gänge in den Schnee, wo es Schutz und Nahrung findet (Pike)[19]. Die kleineren Säuger finden in Felsspalten und Schneehöhlen Sicherung vor dem Schneesturm. Aber Ren und Moschusochse, die bei ihrer Größe nicht unterschlüpfen können, haben noch ein anderes Mittel, sich vor dem Frost zu schützen: die Herden suchen windstille Plätze und schließen sich dicht zusammen; ihre Ausdünstung lagert über ihnen wie eine Nebelwolke, unter der die erwärmte Luft wie in einem überdeckten Raume zusammengehalten wird.

An Vögeln ist die Arktis arm, wenn man von den Kostgängern des Meeres, den Strand- und Schwimmvögeln, absieht; unter den 144 Arten und Unterarten von Brutvögeln sind nur wenige Landvögel. Eine Anzahl von diesen sind nur Sommervögel, die hier Ende Mai oder Anfang Juni ankommen, ihr Brutgeschäft besorgen und meist schon Mitte August wieder fortziehen. Die lange Tagesdauer ermöglicht ihnen beständige Futtersuche und daher schnelle Aufzucht der Brut. Alle kleineren Vögel sind Zugvögel: Zeisig (*Acanthis hornemanni*), Schneeammer (*Passerina nivalis*), Sporenammer (*Calcarius lapponica*), Steinschmätzer (*Saxicola oenanthe*); aber auch manche größere Arten, wie Schwäne (*Cygnus bewickii*) und Gänse (*Anser brachyrhynchus*,

Branta leucopsis) ziehen. Standvögel sind vor allem das Schneehuhn weniger streng die Schneeeule, die großen nordischen Edelfalken und der Kolkrabe. Jenseits 82° nördl. Br. nimmt das Vogelleben schnell ab. Zwischen 84 und 85° wurde von Landvögeln noch die Schneeammer gefunden; bei 83° 6' saß noch ein Schneehuhn auf seinen Eiern; bei 82° 30' nisten auf Grinnelland neben Meeres- und Strandvögeln noch die Eule, die Ammer und der Rabe[20]). In der Antarktis fehlen Landvögel ganz; hier leben nur Meeresvögel.

Die Zahl der Landsäuger, die dem Pessimum der Bedingungen im arktischen Gebiet trotzen können, ist sehr beschränkt. Am reichsten ist die Artenzahl im nordöstlichen Grönland; dort kommen, abgesehen vom Eisbären, sieben Säuger vor: Hase und Lemming, Moschusochse und Ren, Hermelin, Eisfuchs und Wolf; im westlichen und südlichen Grönland werden kaum mehr als drei Arten gefunden. Auf den Inseln, außer den amerikanischen, ist die Zahl der Säugerarten meist sehr gering: auf Nowaja Semlja sind es 5, auf Spitzbergen 2 (Ren und Eisfuchs). Überall aber findet sich der Eisfuchs (*Canis lagopus*); „das kleinste Inselfleckchen im höchsten Norden des Eismeers, die unwirtlichste Felsenkluft genügt ihm als Heimat... Soweit nur der Mensch in den Polarländern nordwärts vorzudringen vermochte und auf Land stieß, wurde er von dem Eisfuchse begrüßt“[21]). Auf Eisschollen, die er wie der Eisbär als Fahrzeuge benutzt, durchschifft er das Meer.

Die Arten auf den Inseln des arktisch-amerikanischen Archipels und in Grönland sind von den altweltlichen zum Teil verschieden. Das Karibu entspricht dem Ren, der Polarhase (*Lepus arcticus*) dem Schneehasen (*L. timidus*) Eurasiens, der Lemming (*Dicrostonyx hudsonius*) dem Halsbandlemming (*D. torquatus*). Der Moschusochse (*Ovibos*) ist jetzt ganz auf das arktische Amerika, Grönland und die zwischenliegenden Inseln beschränkt und zeigt dort lokale Abarten; noch nach der Eiszeit reichte seine Verbreitung über ganz Mitteleuropa.

Im ganzen ist die Tierbevölkerung des Landes im Hochnorden überaus spärlich, arm an Arten und Stücken. Das hat seinen Grund in dem Mangel an Nahrung; weite Eisstrecken oder Felsboden können keine Tiere beherbergen außer solchen, die ihre Nahrung aus den reichen Vorräten des Meeres entnehmen. Aber wo an begünstigten Stellen ein reicher Pflanzenwuchs vorhanden ist, da ist auch die Tierwelt gut vertreten: Es gibt in der Eiswüste Oasen wie in der Glutwüste. An solchen Stellen können Vögel und Säuger dann in ganzen Scharen auftreten: Herden von Moschusochsen, Hasengesellschaften bis zu 30 und mehr. Eine solche Oase schildert G. Kolthoff[22]) aus dem nordöstlichen Grönland: „Die eisige Kälte, die auch unter Sommer über dem gewöhnlich in Nebel gehüllten Meer zu herrschen scheint, erstreckt sich nicht einwärts über das Land. Drinnen in den tiefen Fjorden findet man ein ganz anderes Klima. Dorthin reicht der Nebel nicht. Während der Sommermonate ist dort die Luft allezeit klar, und die ständig strahlende Sonne schmilzt schnell die Schneemassen und erwärmt die Luft. Dort werden die Fjorde verhältnismäßig zeitig eisfrei, und kleine Binnenseen bilden sich, an deren Ufer Gänse und

Watvögel getroffen werden. In diesem wunderbaren Lande, wo der kurze Sommer warm und trocken ist, wo eine vergleichsweise reiche Pflanzenwelt sich schnell entwickelt, da schwärmen Mücken, Hummeln und Schmetterlinge fliegen zwischen reich mit Blumen bekleideten Hügeln, da werden auch eine Anzahl Vogelarten angetroffen. Die Vogelarten, die man dort findet, sind alles Brutvögel."

Über die zoogeographische Abgrenzung des arktischen Gebietes gehen die Ansichten auseinander. Jedenfalls ist es verkehrt, den Polarkreis als solche anzunehmen; denn dieser durchschneidet Gebiete mit ganz verschiedenen klimatischen Bedingungen. Viel eher läßt sich, entsprechend der Abgrenzung des Hochgebirgs, die Baumgrenze als Grenzlinie nehmen. Kiaer[23]) setzt die Jahresisotherme von 0° als Grenze, was in Amerika eine Ausdehnung des arktischen Gebietes bis zum 51° nördl. Br. bedeutet; aber im kontinentalen Klima ist mit einer mittleren Jahrestemperatur von 0° eine so hohe Sommerwärme verbunden, daß Friese[24]) mit Recht in Amerika die Grenze bis zu der Jahresisotherme —5° nach Norden verschiebt. Für unsere Zwecke kann man von einer so scharfen Begrenzung absehen. Die Inselwelt des nördlichen Eismeers, mit Ausnahme von Island, das in den Waldgürtel fällt, gehört sicher zur Arktis. Auf den Festländern tritt eine Mischung der Faunen ein, die eine scharfe Abgrenzung mißlich macht. Das Gepräge der Tierwelt wird, je mehr man von den von Kiaer oder Friese angenommenen Grenzlinien nordwärts geht, wenn man so sagen darf, immer arktischer. Wenn man den inneren Zusammenhang zwischen Klima und Faunenzusammensetzung verfolgt, so ist es schließlich ganz selbverständlich, daß solche Grenzen nur dort scharf auftreten, wo natürliche Schranken eine scharfe Klimagrenze bewirken, wie etwa an Küsten und Gebirgszügen.

Literatur.

1) *Doflein, Mazedonien, S. 178. — **2)** H. Friese in *Fauna arctica 2, S. 489. — **3)** H. Friese in *Fauna arctica 2, S. 488. *Henriksen und Lundbeck. — **4)** C. W. J. Aurivillius in *v. Nordenskjöld, Studien und Forschungen, S. 418. — **5)** F. Schaudinn in *Fauna arctica 2, S. 194. V. B. Wittrock in *v. Nordenskjöld, Studien und Forschungen, S. 116. — **6)** E. Handschin, Rev. suisse de Zool. 27, S. 93. — **7)** G. Breddin in *Fauna arctica 2, S. 550. — **8)** H. J. Kolbe, ZJb. Suppl. 8, S. 554, 558. — **9)** A. Pagenstecher, Jahrb. Nass. Ver. 50, S. 194—224. — **10)** H. Friese in *Fauna arctica 2, S. 490. — **11)** *Leydig, Horae, S. 218. — **12)** *v. Middendorf, Sibirische Reise, 4², S. 1105 f. *Brass, Pelze, S. 698. — **13)** H. Trautsch, Biol. Cbl. 18, S. 317. — **14)** J. Languier des Bancels, Thèse. Paris 1902, S. 82. — **15)** *v. Middendorf, Sibir. Reise, 4², S. 949 u. 1118. — **16)** F. Römer u. F. Schaudinn in *Fauna arctica 1, S. 61 ff. — **17)** A. Jacobi, Naturw. 6, S. 189—192. — **18)** Edw. A. Wilson, Nat. Antarctic Exp. Zool. 2, S. 93. — **19)** *Koenig, Avifauna spitzbergensis, S. 161. — **20)** H. Schalow in Fauna arctica 4, S. 91. — **21)** *v. Middendorf, Sibir. Reise, S. 943. — **22)** Kgl. Sv. Vet. Ak. Handlingar 36, Nr. 9, S. 31. — **23)** *Fauna arctica 2, S. 437. — **24)** Ebenda 2, S. 491.

XXVI. Die Tierwelt der Inseln.

Die Tierwelt der Inseln zeigt vielerlei gemeinsame Züge, die ihren Grund haben in den besonderen Lebensbedingungen, die auf den Inseln herrschen. Aber nicht auf allen Inseln und Inselgruppen treten sie in gleicher Deutlichkeit hervor; vielmehr lassen sich die Inseln geradezu in eine Reihe ordnen, von solchen ausgehend, bei denen die Zusammensetzung der Tierbevölkerung von der auf den Festländern kaum verschieden ist, bis zu solchen, in deren Fauna jene insularen Eigentümlichkeiten besonders auffällig sind. Diesen beiden Extremen entspricht die Einteilung der Inseln in zwei Hauptgruppen: solche, die früher mit dem Festland im Zusammenhang standen, die kontinentalen Inseln, und solche, die niemals Teile eines Festlandes waren, sondern aus dem Meere aufgetaucht sind, die ozeanischen Inseln[1]). Die kontinentalen Inseln liegen meist dem Festland nahe und sind ihm im geologischen Aufbau ähnlich, bauen sich also aus älteren oder jungen Schichtgesteinen auf; der trennende Meeresarm ist meist flach, nicht tiefer als 1800 m (1000 Faden). Die ozeanischen Inseln sind vulkanischen Ursprungs oder durch Riffkorallen aufgebaut, liegen oft weit von den Festländern entfernt und sind von ihnen durch ein (über 1800 m) tiefes Meer getrennt[2]). In jeder der beiden Gruppen lassen sich junge (erst seit kurzer Zeit abgetrennte bzw. entstandene) und alte (schon lange abgetrennte bzw. entstandene) Inseln unterscheiden.

Die verschiedene Entstehungsgeschichte der kontinentalen und ozeanischen Inseln muß natürlich auf die Zusammensetzung ihrer Tierwelt von erheblichem Einfluß sein. Eine kontinentale Insel hat ihre Tierbevölkerung von dem Festland übernommen; sie wird im allgemeinen, besonders wenn sie nicht zu klein ist, dieselben Tiergruppen enthalten wie jenes. Aber auf alten kontinentalen Inseln können mancherlei Tierformen ausgestorben sein, die auf dem Festlande noch vorkommen, oder umgekehrt solche überleben, die dort der Konkurrenz erlagen, und schließlich neue Arten von außen zugekommen sein, die dem Festlande fehlen. Eine ozeanische Insel aber war ursprünglich ohne Lufttiere; sie ist neu bevölkert worden, und die Tiere, die sie bewohnen, müssen auf irgendeinem Wege, durch das Wasser oder durch die Luft, aktiv schwimmend oder fliegend oder passiv getragen von Wellen und Wind, vielleicht an irgendeine lebende oder tote Unterlage angeheftet, über das Meer dorthin gelangt sein (vgl. S. 57 ff.). Das ist aber nicht für alle Tiergruppen in gleicher Weise möglich. Tiere, für die der Luftweg ausgeschlossen ist und für die in allen ihren Entwicklungszuständen das Meerwasser als Gift wirkt, wie Landstrudelwürmer, viele Süßwassertiere oder Amphibien, oder die einen weiten Transport auf Treibholz nicht auszuhalten vermögen, wie Landsäuger (im Gegensatz zu Fledermäusen und Meeressäugern), sind von ozeanischen Inseln ausgeschlossen. Sie können dort gedeihen, wie die Kaninchen auf Kerguelen oder die Rinder auf Neu-Amsterdam, aber sie können nicht ohne des Menschen Vermittlung hingelangen. Die Tiere, die sich so auf ozeanischen Inseln zusammengefunden haben,

sind durch den Zufall hergeführt; bei der vergleichsweisen Seltenheit solcher Transporte kann von Nachbarinseln die eine ganz andere Tierarten erhalten haben als die andere. Die Zusammensetzung der Tierwelt erscheint lückig, launenhaft, disharmonisch, während im Gegensatz dazu die Tierwelt kontinentaler Inseln harmonisch genannt werden kann.

Aber die Entscheidung der Frage, ob eine Insel als kontinental oder ozeanisch zu betrachten sei, ist nicht immer leicht. Freilich wird niemand für die britischen oder die japanischen Inseln, für den Sunda-Archipel oder Madagaskar die kontinentale Natur in Abrede stellen, ebensowenig, wie jemand bezweifeln wird, daß St. Paul und Neu-Amsterdam oder daß die Kokos-Inseln ozeanisch sind. Aber für viele Inseln ist es strittig, wohin sie zu rechnen sind. Die Galápagos-Inseln und die Hawaiischen Inseln werden von Darwin, Wallace und vielen anderen als Musterbeispiele ozeanischer Inseln aufgeführt; neuerdings aber werden sie als letzte Reste von Festlandstrümmern angesprochen[3]). Neuseeland andererseits betrachtet Wallace[4]) als kontinental, während manche Geologen, wie Wilkens, eine frühere Verbindung mit Festlandsmassen für unwahrscheinlich halten. In solchen zweifelhaften Fällen wird die Zusammensetzung der Tierbevölkerung als entscheidender Beweis herangezogen — aber bei derart alten Inseln sind die Unterschiede zwischen kontinentaler und ozeanischer Zusammensetzung der Fauna sehr verwischt, da ja auch kontinentale Inseln weitere Zufuhr von Tierarten über Meer erhalten und durch Aussterben einzelner Formen das harmonische Gepräge ihrer Tierbevölkerung mehr oder weniger einbüßen können. Die Deutung der Faunen bietet vielfach Schwierigkeiten. Amphibien finden sich z. B. auf den im allgemeinen als ozeanisch betrachteten Karolinen, Hawaiischen Inseln und Fidschi-Inseln[5]), fehlen aber dem sicher kontinentalen Neu-Caledonien[6]). Bei solchen historischen Problemen aber wird die Lösung um so unsicherer, je weiter die betreffenden Vorgänge in die geologische Vergangenheit zurückreichen. Es soll daher hier die Unterscheidung zwischen kontinentalen und ozeanischen Inseln gar nicht zur Hauptgrundlage der Darstellung gemacht werden; vielmehr werden die Inselcharaktere der Tierbevölkerung im allgemeinen betrachtet, wobei freilich jene beiden Extreme immer wieder hervortreten.

Die Besonderheiten der Tierbevölkerung der Inseln beruhen auf den für alle Inseln mehr oder weniger gemeinsamen Bedingungen: der Isolation, der Beschränktheit des Lebensraums und dem eigenartigen Inselklima.

Die wichtigste und wirksamste unter diesen Bedingungen ist die Isolation. Die Abgeschlossenheit gegen andere ähnliche Lebensräume und Lebensgemeinschaften hat gerade von den Inseln (= Isola) den Namen erhalten, weil sie in ihren Folgeerscheinungen dort am auffälligsten wahrnehmbar wird. Das Meer als Schranke macht für viele Tiere den Zugang zu einer Insel unmöglich. Aber nicht alle sind in solcher Weise ausgeschlossen. Flieger aller Art, Insekten, Vögel, Fledermäuse, können dorthin gelangen, zuweilen durch Luftströmungen gefördert. Tiere, die das Meer durchschwimmen können, z. B. Kroko-

dile (z. B. auf den Salomons-Inseln) oder Schlangen wie die Ringelnatter, können Inseln, die nicht zu weit abliegen, erreichen. Manche andere gelangen dorthin durch Treibholz, an das sie sich fest angeklebt haben, wie Schnecken, oder in dem sie als Larven oder Puppen leben, wie manche Insekten, oder an dessen Wurzelwerk mit Erdschollen ihre Eier haften, wie es bei vielen Reptilien denkbar ist. Damit erklärt es sich beispielweise, warum unter den Käfern vieler Inseln die Rüsselkäfer, deren Entwicklungszustände vielfach im Innern des Holzes leben, so viel zahlreicher sind als die Angehörigen anderer Familien, während sie auf Festländern nicht so auffällig hervortreten: in Neuseeland sind von 2787 Käferarten 737 Rüsselkäfer, also über $^1/_4$; auf den Marianen überwiegen sie zusammen mit den Bockkäfern; in Madeira bilden sie die stärkste Käferfamilie (80 von 482); in St. Helena sind von 60 eingeborenen Käferarten 31 Rüsselkäfer; auf den Falklandinseln gehören von 35 Arten 16 hierher; von den 9 Käfern der Kerguelen sind 5 Rüßler. Dagegen ist es für Amphibien und für Landsäuger nicht möglich, das Meer zu überschreiten. Sie können mit dem Menschen, mit oder ohne dessen Zutun, auf die Inseln gelangt sein. Jedenfalls sind viele Inseln auffällig arm an Säugern oder besitzen solche gar nicht. Das gilt zwar meist nur für kleinere Inseln, aber auch für eine so große Insel wie Neuseeland; die wenigen kleinen Nager, die dort zu finden sind, mögen wohl im Gefolge des Menschen den Weg dorthin gemacht haben.

Die Armut an Luftwirbeltieren, die sich mit dem Ausfall dieser beiden Gruppen für viele Inseln ergibt, macht sich geltend im Zurücktreten einer anderen Gruppe, die für ihre Ernährung fast ganz auf Wirbeltiere angewiesen ist: das sind die Schlangen. Der Zugang zu einer Insel dürfte für Schlangen nicht schwieriger sein als für Eidechsen; trotzdem treten sie auf Inseln gegenüber den meist von Insekten, Mollusken und zum Teil auch von Pflanzen lebenden Sauriern um so mehr zurück, je kleiner und festlandferner die Inseln sind, während auf den Festländern die Zahl der Schlangen die der Saurier überwiegt. Das zeigt die folgende Zusammenstellung, in der die Zahl der Saurier in Prozenten der Zahl der Schlangenarten berechnet worden ist:

Festländer						
Rio Grande do Sul	14	Saur.	42	Schl.	33 : 100
Hinterindien	46	„	109	„	42 : 100
Südindien	32	„	60	„	53 : 100
Gabun	26	„	46	„	57 : 100
Arizona	28	„	45	„	62 : 100
Festlandnahe und größere Inseln					
Java	31	Saur.	65	Schl.	48 : 100
Sumatra	50	„	101	„	50 : 100
Borneo	67	„	116	„	58 : 100
Trinidad	24	„	33	„	74 : 100
Ceylon	49	„	58	„	84 : 100

Kleine, festlandferne Inseln					
Ceram	10	Saur.	13	Schl.	77 : 100
Lombok	10	„	11	„	91 : 100
Sumba	8	„	7	„	114 : 100
Bismarck-Arch.	21	„	16	„	131 : 100
Ambon	13	„	9	„	144 : 100
Halmahera	25	„	17	„	147 : 100
Ombaai	9	„	5	„	180 : 100
Aru-Ins.	28	„	12	„	233 : 100
Kei-Ins.	21	„	9	„	233 : 100
Antillen	177	„	71	„	249 : 100
Christmas-I.	4	„	1	„	400 : 100
Neuseeland	15	„	0	„	∞ : 100

Ganz besonders ungünstig ist der Zugang zu Inseln für stenohaline Süßwassertiere. Deshalb sind diese selbst auf zweifellos kon-

tinentalen Inseln oft sehr spärlich; denn falls einmal in einer Reihe trockener Jahre ein Flußlauf zeitweilig versiegt, ist ein Ersatz der dabei zugrunde gehenden Tiere meist nicht mehr möglich. So ist denn die Armut an Süßwasserschnecken und das völlige Fehlen von Süßwassermuscheln für die Inselfaunen kennzeichnend. Auf den großen Sunda-Inseln freilich finden sich Süßwasserschnecken, zum Teil von bedeutender Größe (z. B. *Ampullaria, Paludina* auf Celebes); von Timor, den Fidschi- und Tonga-Inseln sind *Physa*-Arten bekannt; dagegen fehlen sie ganz auf den Mollukken und auf den östlichen Südsee-Inseln. Dafür wandern Neritinen aus dem Meere in die schnellfließenden Gewässer ein[7]. — Auch Süßwasserinsekten fehlen auf den meisten kleineren Inseln ganz. Von den Azoren wird 1 Wasserkäfer aufgezählt. Auf den Hawaiischen Inseln sind alle Wasserinsekten selten: Köcherfliegen (Trichopteren) fehlen; von Wasserkäfern sind 3 Arten Dytisciden und 1 Hydrophilide gefunden, ferner 2 Wasserwanzen[8]. Am weitesten sind auf den Inseln Libellen verbreitet, die dank ihrer großen Flugtüchtigkeit weite Meeresstrecken überfliegen können.

Ebenso treten auch Süßwasserfische auf vielen Inseln nur spärlich auf und fehlen oft ganz. Größere, festlandnahe Inseln mit beständigen, nicht austrocknenden Flüssen können freilich fischreich sein, wie Borneo und Sumatra, Tasmanien, Trinidad. Aber schon Celebes hat nur 3 Arten echter Süßwasserfische, und ostwärts von Celebes ist im malayischen Archipel die Armut an Süßwasserfischen groß. Euboea hat keine Süßwasserfische. Selbst eine so große und festlandnahe Insel wie Madagaskar hat eine armseliche Fauna von echten Süßwasserfischen: 2 Siluriden, 2 Cyprinodontiden, 1 Atherinid, 4 Cichliden und 7 Gobiiden, die letzteren zweifellos junge Einwanderer aus dem Meere[9]; dazu kommt allerdings noch eine größere Anzahl mariner, ins Süßwasser eintretender Fische. Solche Einwanderer aus dem Meere bilden den Hauptbestandteil der Fischfauna von Inseln: Arten, die teils selbst im Meere oder Brackwasser leben können, teils dort nahe Verwandte besitzen, wie Gobiiden (*Gobius, Eleotris*, *Sicydium*, *Lentipes*), Percoiden, Mugiliden, Poeciliden. Dahin gehören auch die *Galaxias*-Arten, die in Neuseeland und den Nachbarinseln im Süßwasser vorkommen, aber Gattungsverwandte im Meere haben und mindestens teilweise (*G. attenuatus* in Neuseeland) zur Eiablage ins Meer hinabsteigen. Wenige Gebiete der Erde werden auf gleichem Raum einen größeren Flußreichtum aufweisen als die Insel S. Thomé (929 km²), und doch hat sie nur 2 Arten Süßwasserfische, und diese von mariner Verwandtschaft, *Gobius bustamentéi* und *Sicydum bustamentéi*[10]. Selbst die blinden Höhlenfische von Kuba, *Lucifuga subterraneus* und *Stygicola dentatus*, gehören zu marinen Typen (Fam. Brotulidae)[11]. Weitverbreitet auf Inseln ist, seinen Lebensgewohnheiten nach, der Flußaal (*Anguilla anguilla*) und seine Verwandten; da er seine Embryonalentwicklung im Meere durchmacht, dann in die Flüsse einwandert und zur Fortpflanzung wieder ins Meer geht, fallen für ihn die Schranken fort, die andere Süßwasserfische von den Inseln fernhalten. Auf den Azoren, Madeira, Sardinien ist er der einzige Süßwasserfisch (von eingeführten abgesehen, wie den Goldfischen

auf den Azoren); auf Corsica kommt neben ihm noch die Forelle und *Blennius cagnota*, von mariner Herkunft, vor. Die Verbreitung des Flußaals erstreckt sich über den ganzen Atlantik mit Ausnahme der Arktis und über den westlichen Teil des Pazifik von Japan bis Neu-Seeland.

Die Wirkung der Isolation zeigt sich ferner in der selbständigen Weiterentwicklung der von der Hauptmasse ihrer Art abgetrennten Tierarten auf den Inseln. Modifikationen, die bei ihnen durch direkte Einwirkung der auf der Insel herrschenden Lebensbedingungen eintreten, werden meist nicht durch vermittelnde Übergänge mit dem Typus der Stammart verknüpft sein. Mutationen, die sich hier einstellen, können sich nur auf der Insel verbreiten, auf die Stammart aber, bei Verhinderung der Kreuzung, nicht übertragen werden. Dadurch wird bewirkt, daß Inseln um so häufiger durch eigene, endemische Arten bewohnt werden, je länger und wirksamer sie von den nächsten Tiergebieten abgetrennt sind. Die Dauer der Isolierung spielt dabei die Hauptrolle; dagegen ist es ohne Bedeutung, ob die Insel kontinental oder ozeanisch ist. Alte kontinentale Inseln haben vor jungen solchen in gleicher Weise die große Menge endemischer Arten, Gattungen und unter Umständen selbst Familien voraus, wie alte vor jungen ozeanischen Inseln. Während auf den britischen Inseln eben erst eine nur für genaue Untersuchung erkennbare Divergenz in der Vogel- und Säugerwelt gegenüber der von Mitteleuropa auftritt, ist die Tierwelt von Madagaskar von der des afrikanischen Festlandes so verschieden, daß z. B. unter den Säugern, abgesehen von den wahrscheinlich eingewanderten Arten von *Potamochoerus*, *Hippopotamus* und *Crocidura*, alle nichtfliegenden Arten zu Gattungen und (außer *Fossa*) auch zu Unterfamilien und Familien gehören, die sonst nirgends vorkommen[12]). Auf der seit 1887 völlig neubesiedelten Vulkaninsel Krakatau ist nicht eine endemische Tierart vorhanden, während auf den Canarischen Inseln von 167 Binnenmollusken 133 endemisch sind[13]), von 106 Arten Hemipteren 26 nur hier vorkommen, und die eigenartige Käfergattung *Tarphius* hier in 28 Arten gefunden wird, während sie von außerhalb nur in einer Art aus dem Mittelmeergebiet bekannt ist[14]); von Vögeln sind ein Goldhähnchen (*Regulus madeirensis*), eine Taube (*Columba trocaz*) und ein Fink (*Fringilla teydea*) den Canaren eigentümlich[15]). Wie sich mit der Intensität der Isolierung die Menge der Endemismen steigert, zeigt folgende Zusammenstellung (Zahl der endemischen Arten in Klammern):

Azoren (1400 km v. Europa)	Schnecken	71 (33)	Käfer	212 (14)	Landbrutvögel	34 (1)
St. Helena {1800 km v. Afrika / 3000 km v. Südam.}	„	27 (27)	„	60 (43)	„	1 (1)
Hawaiische In. {> 3000 km von / jedem Festland}	„	400-500 (alle)	„	meist eigen.	Passeres	16 (16)
	3/4 der Gattungen eigen					
	1 Familie eigen					

Für die gewaltige Förderung, die die Umbildung der Arten durch die insulare Isolation erfährt, seien noch einige Beispiele angeführt. Von den bis 1899 bekannt gewordenen 201 Arten inselbewohnender Landstrudelwürmer (Tricladen) sind nicht weniger als 186 je auf eine einzige Insel

beschränkt[16]). Bei den zur Rassenbildung neigenden *Papilio polydorus* und *P. aegeus* genügen im Bismarckarchipel und auf den Salomonen nicht allzubreite Wasserstraßen zwischen den Inseln, um eine neue Lokalrasse entstehen zu lassen[17]). Die große Mehrzahl der Landschneckenarten in Niederländisch-Indien ist je auf eine der größeren Inseln oder kleineren Inselgruppen beschränkt; rechnet man die nächstliegenden kleineren Inseln noch zur Hauptinsel, so sind von 330 Arten, die auf Sumatra, Java, Borneo, Celebes, Flores und Timor leben, nur 46 auf zwei oder mehreren Inseln zugleich vorhanden, alle anderen Arten sind auf eine Insel beschränkt[18]). Die Clausilie *Albinaria coerulea* tritt auf jeder Insel des Ägäischen Meeres in einer besonderen Lokalvarietät auf. Oder von den inselbewohnenden Kasuaren unterscheidet v. Rothschild 20 Unterarten, während die festländischen Laufvögel in viel weniger Unterarten zu spalten sind: die Struthioniden in 4, die Rheiden in 4, die Emus (*Dromaeus*) in 3.

Diese Begünstigung der Artumbildung durch insulare Isolation hat zur Folge, daß die Artenzahl einer Klasse oder Familie auf einer Inselgruppe oft weit größer ist als auf einem anderen gleich großen Gebiet, weil dort derselbe engere Formenkreis auf jeder Insel einen besonderen Stellvertreter hat, während er im zusammenhängenden Gebiet einheitlich vertreten ist. Die Philippinen z. B. beherbergen 1079 Arten von Landschnecken (ohne Unterarten), während in der ganzen siamesischen Provinz (Siam, Laos, Cambodja, Cochinchina, Anam, Tonkin) nur 618 Arten vorkommen[19]). Die großen und kleinen Antillen besitzen 35 Arten Amphibien und 251 Arten Reptilien[20]), während Celebes bei etwa gleich großem Areal nur 26 Amphibien- und 83 Reptilienarten beherbergt und das dreimal so große Borneo nur 207 Reptilien. Empirische Statistik, die die Arten nur zählt und nicht qualitativ wertet, gibt daher ein falsches Bild von der wahren Formenmannigfaltigkeit.

Die Isolation der Tiere auf den Inseln bietet ihnen einen wirksamen Schutz gegen das Eindringen von Konkurrenten. Bei der verhältnismäßig geringen Zahl von Arten, die sich auf Inseln finden, ist der Kampf ums Dasein im allgemeinen schwächer als auf dem Festlande. So haben sich auf Inseln zuweilen Arten erhalten können, die anderswo dem Wettbewerb mit stärkeren Rivalen erlegen und ausgestorben sind. Auf den Azoren lebt das Deckelschneckchen *Craspedosoma azoricum*, dessen Verwandte sich in Europa in seltenen Tertiärablagerungen finden[21]), und auf Madeira kommt die Heliceengattung *Janulus* lebend vor, die sonst nur im Oligocän und Untermiocän Europas angetroffen wird[22]). In Neu-Seeland haben sich sehr primitive Formen von Ameisen und Oligochaeten erhalten, und es überlebt hier die altertümliche Brückenechse (*Sphenodon*) als letzter Rest einer mesozoischen Saurierfamilie. Die Riesenschildkröten haben sich nur auf Inseln (Galápagos, Seychellen) in die Jetztzeit gerettet. In Japan überleben, wie auf dem gleichfalls isolierten Himalaya, der Eisvogel *Ceryle guttata* und der Adler *Spizaëtus orientalis*, die in China

ausgestorben sind. Die eigenartigen primitiven Insektenfresserformen der Gattung *Solenodon* sind auf Kuba und S. Domingo in je einer Art erhalten geblieben, und während auf dem australischen Kontinent der Beutelwolf (*Thylacinus*) und der Beutelteufel (*Sarcophilus*) nur noch subfossil gefunden werden, wahrscheinlich verdrängt durch den eingeführten Dingo, konnten sie sich in Tasmanien halten, wohin dieser Konkurrent nicht kam.

Besonders wichtig ist in dieser Hinsicht, daß auf vielen Inseln die Säuger selten sind, z. B. auf den Antillen, oder ursprünglich ganz fehlen, dies besonders auf ozeanischen Inseln, aber auch auf Neu-Caledonien und Neuseeland. Raubsäuger und manche Insektenfresser sind die Feinde vieler Vögel, besonders der bodenbrütigen, und zerstören ihre Gelege und ihre Bruten, und die Affen tun als Nesträuber den Vögeln viel Abbruch. Das Vorkommen von Tauben z. B. ist fast ganz auf Gegenden beschränkt, wo Affen fehlen; in den Urwäldern Südamerikas sind Affen zahlreich, aber Tauben fehlen ganz, sie kommen aber in den offenen Ebenen des Orinoko und La Plata und auf den Gebirgen von Chile und Mexiko vor, wo es keine Affen gibt. Im malayischen Archipel nehmen daher die Tauben nach Osten an Zahl und Mannigfaltigkeit in demselben Maße zu, wie die Affen und kleinen Raubsäuger abnehmen. Bodentauben wie die Mähnentaube (*Caloenas nicobarica*) und *Carpophaga bicolor* leben mit Vorliebe auf unbewohnten kleinen Inseln, so auf solchen in der Nähe von Borneo in Menge, ähnlich *Myristicivora bicolor* bei Celebes[23]), und besuchen die großen Inseln nur gelegentlich; für die Koralleninseln der Südsee sind grüne und schwarze Tauben (*Ptilinopus corallensis* und *Phlogoenas* charakteristische Bewohner[24]); *Didunculus strigirostris*, die Zahntaube, ist ganz auf die zwei Samoa-Inseln Upolu und Sawaii beschränkt. Dieses Fehlen der Säuger ist es auch, was das massenhafte Brüten von Vögeln auf Inseln erklärt, nicht nur auf den Vogelinseln des Nordens, sondern auch auf Inseln der Tropen und Subtropen, wie Laysan, den Guanoinseln der chilenischen Küste und vielen anderen.

Die geringe Zahl von Feinden auf den Inseln gestattet den Vögeln dort ein auffälliges Gewand. So treten hier häufiger als anderswo Albinos auf. Die Wachteln sind auf den Azoren nicht selten weiß wie Schneehühner, und auch die Amsel wird hier viel öfter als bei uns teilweise weiß gefärbt angetroffen[25]). Der Kolkrabe (*Corvus corax*) kommt auf Island häufig in weißgefärbten Stücken vor, und auf den Faröern finden sich von ihm mehr Albinos als normal gefärbte Stücke[26]). Auch in Neuseeland tritt Albinismus nicht selten bei Landvögeln auf[27]). Vielleicht ist auch das verbreitete Vorkommen der lebhaft gefärbten Paradiesvögel auf den Inseln um Neuguinea dadurch zu erklären, daß sie hier, geschützt vor Feinden, ungestraft ein solches Prachtkleid tragen können.

Gerade dieses Fehlen von Feinden (Raubsäugern, Affen, größeren Raubvögeln) ist es auch, wodurch das häufige Vorkommen von fluglosen Vögeln an solchen Örtlichkeiten möglich wird. Wenn man von den großen Laufvögeln, dem Strauß, Nandu, Emu absieht, kommen

fluglose und flugschwache Vögel nur auf Inseln (und an der Meeresküste: Pinguine, Riesenalk) vor. Sie verteilen sich auf sieben verschiedene Ordnungen; es ist also auffällig, in welchem Maße hier eine konvergente Entwicklung eingesetzt hat. Unter den Ratiten ist der Kiwi (*Apteryx*) als neuseeländischer Vogel ein Inselbewohner; die Kasuare sind ebenfalls auf den Inseln nördlich von Australien zu Hause. Auf den Galápagos lebt ein flugunfähiger Kormoran, *Nannopterus harrisi* (Unterordn.: Steganopodes). Zu den Anseres gehören die ausgestorbene fluglose Riesengans *Cnemiornis* und die ebenfalls ausgestorbene Riesenente *Biziura*, beide von Neu-Seeland. Auch ein flugloser Raubvogel begegnet uns auf Neu-Seeland, *Harpagornis*, der gleichfalls ausgestorben ist. Ganz besonders häufig aber sind fluglose Rallen. Von 55 Gattungen Rallen entfallen 25, also fast die Hälfte, auf enge insulare Verbreitungsgebiete; die fluglosen Gattungen sind ausschließlich Inselbewohner. Von einigen ausgestorbenen fluglosen Rallenarten von Mauritius, Rodriguez, Neu-Seeland und den Chatham-Inseln abgesehen, kennen wir in Neu-Seeland und den Nachbarinseln sechs Arten *Ocydromus*, wood-hens der Ansiedler; *Notornis hochstetteri* von Neu-Seeland, *Nesolimnas dieffenbachi* von den Chatham-Inseln und *Cabalus modestus* von der Insel Mangare (Chatham-Gruppe) sind ebenfalls flugschwach; auf den Hawaiischen Inseln lebt eine Ralle *Pennula ecaudata* mit rudimentären Flügeln, auf Laysan die kleine *Porzanula palmeri*, auf Halmahera *Habroptila wallacei*. Eine andere Gruppe bilden die *Gallinula*-ähnlichen: *Porphyriornis nesiotis* von Tristan da Cunha, *P. comeri* von den Gough-Inseln und eine weitere winzige Art auf Inaccessible-Island bei Tristan da Cunha [28]). Den Rallen nahestehend, zu den Grues gerechnet, ist der flugunfähige Kaku (*Rhinochetus jubatus*) von Neu-Caledonien. Auch der jetzt ausgestorbene Reiher *Ardea incyacephala* auf Rodriguez flog nur wenig, sondern suchte sich durch Laufen vor den Verfolgern zu retten [29]). Eine Schnepfenart, *Gallinago aucklandica*, von den Auckland-Inseln und benachbarten Inselgruppen, ist ein schlechter Flieger mit kurzen Flügeln [30]). Eine flugschwache Taube ist die oben erwähnte Zahntaube (*Didunculus*), ganz fluglos waren die in historischer Zeit ausgestorbenen Maskarenentauben, die Dronte (*Didus ineptus*) auf Mauritius, *D. borbonica* auf Réunion und der Solitär (*Pezophaps solitaria*) auf Rodriguez. Schließlich sei noch des fluglosen Eulenpapageien *Stringops habroptilus* auf Neu-Seeland gedacht, der zwar große und starke Flügel besitzt, aber eine so schwache Brustmuskulatur, daß er nicht fliegen kann.

Bei einer ganzen Reihe flugloser Vögel ist gleichzeitig die Kohärenz der Federfahnen ebenso geschwunden wie bei Strauß, Nandu, Emu und Kasuar: nämlich bei der Dronte, dem Kiwi, bei *Ocydromus*, *Cabalus* und *Rhinochetus*.

Eine andere Erscheinung, die wohl auch mit dem Mangel an Feinden auf kleinen Inseln im Zusammenhang steht, ist der Riesenwuchs bei Vögeln und Reptilien, d. h. ein Größenwachstum, das über das des Verwandtschaftskreises hinausgeht. Mit Ausnahme von Strauß, Nandu, Emu und der ausgestorbenen Riesenvögel von Madagaskar

sind die riesenwüchsigen Vögel allesamt Inselbewohner. Die meisten von ihnen sind fluglos, und das scheint mit der bedeutenden Größe im Zusammenhang zu stehen. Denn das Fliegen zieht dem Wachstum des Vogels gewisse Grenzen. Auch unsere größten Flugvögel sind vergleichsweise leicht; ein Kondor (*Sarcorhamphus gryphus*) wiegt nur 11 kg, der Riesenseeadler (*Haliaëtus pelagicus*) nur 7 kg, gegenüber 90 kg des Straußes und 40 kg des Emu. Bei unserem Hausgeflügel nimmt mit zunehmendem Größenwachstum die Flugfähigkeit schnell ab; Cochinchinahuhn und Römertaube können kaum mehr fliegen. So kann vielleicht auch umgekehrt die durch das Inselleben begünstigte Fluglosigkeit bei manchen Arten zu bedeutenderem Wachstum führen, um so mehr, als dadurch viel Stoffaufwand gespart wird. Seltsamerweise sind es besonders zwei Zentren, wo solche Riesenvögel auftreten: Neu-Seeland und die Maskarenen.

Auch hier sind es wieder Angehörige verschiedener Ordnungen, die eine konvergente Umbildung erfahren haben. Von Ratiten sind hier neben den Kasuaren die ausgestorbenen Moas Neu-Seelands zu nennen. Schon oben wurden Riesengans und Riesenente (*Cnemiornis*, *Biziura*) genannt. Riesenrallen waren *Leguatia gigantea* von etwa 2 m Höhe, die noch in historischen Zeiten auf Rodriguez lebte, und die ausgestorbenen *Aptornis* und *Müllerornis* von Neu-Seeland. Von Riesentauben sind Dronte und Solitär auf den Maskarenen seit $2^1/_2$ Jahrhunderten ausgestorben; aber auf Neu-Guinea und den Nachbarinseln leben die allerdings viel weniger großen Kronentauben (*Goura*), die mit einem Gewicht von 2 kg alle anderen Tauben übertreffen. Auf Mauritius lebte noch in historischen Zeiten auch ein Papagei von der Größe einer Gans, *Lophopsittacus mauritianus*, der nach einer alten Zeichnung bekannt ist[31]).

Auch bei inselbewohnenden Reptilien zeigt sich stellenweise Riesenwuchs, und zwar bei Schildkröten und bei Echsen. Die Riesenschildkröten der Galápagos, die sich unter der Einwirkung der Isolation auf den Einzelinseln der Gruppe in 14 Arten gespalten haben[32]), erreichen eine Länge von 1,40 m bei 0,63 m Höhe; ähnlich sind auf den Maskarenen und den Seychellen gewaltige Landschildkröten zu Hause[33]). Es ist fraglich, ob es sich hier nicht um Relikte handelt, deren Verwandte auf dem Festland ausgestorben sind; fossile Reste von Riesenschildkröten sind aus Indien bekannt. — Die Rieseneidechsen der Galápagos, *Amblyrhynchus cristatus* und *Conolophus subcristatus*, sind durch Darwins Schilderung berühmt geworden. Auf den Maskarenen sind die riesigen Echsen *Didosaurus mauritianus* und *Gecko newtoni* ausgestorben[34]). Auf kleinen Inselchen der Capverden-Gruppe lebt der *Euprepes coctei*, der bis 1,75 m lang wird. Einer der größten Leguane, *Metopoceros*, kommt auf S. Domingo vor; der sehr große Leguan *Brachylophus fasciatus* ist auf den Freundschaftsinseln zu Hause. Immerhin sind so große Eidechsen nicht auf Inseln beschränkt, wie das für die Riesenschildkröten und die genannten Vögel gilt.

Die Beschränktheit des Lebensraums auf kleineren Inseln spiegelt sich in der Zusammensetzung und Ausbildung ihrer Tierwelt

wieder. Ein Tier bedarf eines gewissen Raumes, um allen seinen Lebensbedürfnissen genügen zu können, und dieser wechselt je nach der Größe, der Lebhaftigkeit und der Ernährungsweise des Tieres. Für einen Springschwanz oder eine Milbe mag ein Stein mit Moos genügen, für eine Mücke oder eine Spinne ein kleiner Fels, der aus der Gletscherwelt Grönlands herausragt; der Raupe genügt eine Pflanze, das Schaf braucht eine ganze Weide; auf ein Stück Hirschwild kommt in den deutschen Waldungen 10—15 ha Fläche. Reh und Hase können auf dem beschränkten Raum eines Geheges in einem zoologischen Garten nicht ausdauern, wohl aus Mangel an Bewegungsmöglichkeit. Pflanzenfresser bedürfen eines geringeren Lebensraums als Raubtiere, z. B. unter den Tausendfüßern der Mulmfresser *Julus* eines geringeren als der räuberische *Lithobius*, das Murmeltier einen geringeren als der Fuchs. Die Art aber, die für ihre Erhaltung in den Fährlichkeiten des Kampfes ums Dasein, besonders auch zur Vermeidung zu enger Inzucht, einer Mindestzahl von Einzeltieren bedarf, braucht natürlich einen viel größeren Lebensraum als das einzelne Stück. Auf kleinen Inseln kommen daher auch nur kleine Säugerarten vor, auf den Balearen z. B. nur Fledermäuse, Igel, Wiesel, Mäuse u. dgl.; der Edelhirsch verkümmert in Waldbeständen von zu geringer Fläche; der Flächenraum der Insel Bali, etwa 5000 km^2, scheint das Mindestmaß für das Gedeihen des Tigers zu sein.

Daher müssen Inseln, bei sonst ähnlichen Verhältnissen, eine geringere Artenzahl beherbergen als eine gleiche Fläche, ja als eine viel kleinere Fläche eines benachbarten Festlandes. Denn es fehlt die Mannigfaltigkeit der Daseinsbedingungen, es fehlt der Raum für die Freizügigkeit der Bewohner. Wenn der Lebensraum für einzelne Stücke einer Art von bestimmter Größe ausreicht, so doch nicht für die Art als höhere Einheit. Im botanischen Garten in Bonn kommen auf einer Fläche von etwa 8,8 ha 43 Brutvögel vor, fast ebenso viele auf dem Hamburger Zentralfriedhof in Ohlsdorf; auf dem Schloßgut Seeburg bei Langensalza brüten in Park, Alleen und Wald auf dem Raum von noch nicht 1 km^2 61 Vogelarten[35]). Dagegen haben die Azoren mit 2388 km^2 Fläche nur 34 Brutvögel, die Comoren mit 1972 km^2 nur 53, die Bermuda-Inseln mit 50 km^2 nur 13 Arten Brutvögel. Auch kontinentale Inseln beherbergen weniger Arten als gleich große Festlandsgebiete: Deutschland hat etwa 90 Arten Säuger, Skandinavien 60, Britannien nur 40, Island nur 22 (vgl. S. 137).

Wenn die Artenzahl gering ist, so kann doch die Stückzahl bedeutend sein. So war auf den Azoren zur Zeit der ersten Besiedlung die Menge der Vögel ungeheuer, und es wird berichtet, daß die Tauben sich den Kolonisten auf Kopf, Schultern und Hände setzten[36]). Die geringe Stückzahl mancher Vogelarten, wie der Nestorpapageien auf manchen Inseln der Notogaea, des Stars *Fregilegus varius* auf Bourbon, des Fliegenschnäppers *Monarchia dimidiata* auf Raratonga (Harvey-Inseln), ist keine ausschließliche Eigentümlichkeit von Inseln, sondern trifft z. B. auch in den Anden für manche Kolibri-Arten zu.

Eine Besonderheit der Inseln, die mit ihrer räumlichen Beschränktheit wohl zusammenhängt, ist die Verkleinerung von Vögeln und Säugern, die in sonderbarem Gegensatz zu dem Vorkommen von Riesenwuchs unter den Vögeln steht. Die Vögel von Korsika und Sardinien sind meist kleiner als die gleichen Arten auf dem Festlande; auf den Canarischen Inseln sind ebenfalls die Vögel vielfach kleiner als ihre Artgenossen in Europa. Dabei ist aber wohl zu überlegen, ob diese Erscheinung nicht auf Rechnung der Bergmannschen Regel zu setzen ist. Sind doch auf den Tres-Marias-Inseln an der mexikanischen Küste von 24 Standvögeln 6 Arten im Durchschnitt kleiner, dagegen 15 Arten größer als ihre Vertreter auf dem nächsten Festlande. Bei den Säugern jedoch scheint diese Verputtung auf Inseln einwandfrei nachweisbar[37]). So kennt man kleine Pferdeschläge, Ponys, auffallend häufig von Inseln, wenn sie auch hier und da auf dem Festland vorkommen: so auf den Shetland-Inseln, Island, Öland, den Inseln der Bretagne, Sardinien und Korsika, den Kap-Verdischen Inseln, Timor, Bali, Sumba, Bawean, den Japanischen Inseln. Die von Australien nach den Südsee-Inseln eingeführten großen englischen Pferde werden schon nach wenigen Generationen klein. Hirsche verkümmern auf Inseln, wie die von den Spaniern nach Kuba gebrachten[38]), oder die kleine Rasse des Wasserhirsches (*Cervus equinus kuhlii*) auf Bawean[39]), oder der Sikahirsch, der in Japan nur 0,813 m am Widerrist mißt gegen 1,117 m auf dem Festlande[40]). Der Büffel kommt auf Mindoro in einer Zwergform (*Buffelus mindorensis*) vor[41]). Der Hase ist auf den brionischen Inseln kleiner als auf dem Festlande[42]). Das Wildschwein von Timor und Batjan soll dem javanischen *Sus vittatus*, das von Celebes und Ternate dem *Sus verrucosus* zunächst stehen; aber beide erreichen nicht die volle Größe der Stücke auf den großen Sunda-Inseln[43]). Ebenso ist das Nashorn von Sumatra kleiner als das festländische[44]). Die Griesfüchse (*Urocyon*) auf der Insel Catalina sind sehr klein, kleiner als in Kalifornien. Der Panther ist in Ceylon (*Felis pardus pantera*) und auf den Sunda-Inseln (*F. p. variegatus*) kleiner als auf dem indischen Festlande. Der Tiger (*F. tigris*) von Sumatra steht den indischen Stücken an Größe nach; der von der Insel Bali ist noch kleiner[45]). Schließlich kommt der Gibbon *Siamanga syndactylus* auf der Pagi-Insel in einer Zwergrasse vor[46]). Wie für die Säuger Sardiniens[47]) wird auch für die der Insel Mexiana in der Amazonas-Mündung[48]) festgestellt, daß sie die Größe derselben Art am benachbarten Festland nicht erreichen. Auch die Durchschnittsgröße des Menschen bleibt in Sardinien mit 161,9 cm unter der mittleren Körpergröße der Männer in Italien mit 164,5 cm.

Die Annahme einer direkten Wirkung des kleinen Lebensraums (vgl. S. 136) deckt uns keinerlei kausale Zusammenhänge auf; sie zeigt eine Koinzidenz, bietet aber keine Erklärung. Als einleuchtendste Erklärung bietet sich die, daß eine Entartung durch fortgesetzte Inzucht vorliegt. Bei mangelndem Nachschub aus der ursprünglichen Heimat müssen besonders bei größeren Tierarten, die wegen des für das Einzeltier erforderten größeren Lebensraums weniger zahlreich sein können,

bald alle Stücke der Art auf einer Insel miteinander nahe verwandt sein. Die Entartung des Reh- und Rotwildes in engen eingegatterten Revieren belehrt uns über die ungünstigen Folgen solcher Inzucht. Daneben mag stellenweise auch Nahrungsknappheit zur Entstehung von Zwergwuchs beitragen. Beispiele freilich wie die Pony-Zucht auf Inseln fügen sich solchen Erklärungen nicht einwandfrei.

Die Schwierigkeit des Nachschubs und die Unmöglichkeit des Ausweichens vor Feinden, der Mangel an strenger Auslese durch einen scharfen Kampf ums Dasein und die Entartung durch Inzucht wirken dahin zusammen, daß Arten auf Inseln viel mehr dem Aussterben ausgesetzt sind als auf Festländern. So konnten Frösche in Island nicht wieder einwandern, nachdem sie der harte Winter 1829/30 vernichtet hatte[49]. Neue Eindringlinge sind für Inselfaunen verderblicher als auf Festländern. Auf den Hawaiischen Inseln hat die eingeschleppte Ameise *Pheidole megacephala* weite Waldstrecken ganz ihrer endemischen Fauna beraubt[50]. Verwilderte Hunde und Katzen richten auf Inseln viel Unheil an, besonders dort, wo die Tiere vorher vor Angriffen durch Säuger sicher waren. Der Kiwi auf Neu-Seeland, der Kagu (*Rhinochetus*) auf Neu-Caledonien werden ihnen in naher Zukunft zum Opfer gefallen sein. Die Zahntaube *Didunculus* auf den Samoa-Inseln hat infolge dieser Nachstellungen ihre Gewohnheiten verändert und hält sich jetzt vorwiegend auf Bäumen auf. Das Vogelparadies der Lord-Howe-Inseln, 450 km östlich von Australien, das 1879 zum Reservat erklärt wurde, ist jetzt durch Ratten völlig verödet[51]. Die große Zahl der innerhalb der letzten 700 Jahre auf Neu-Seeland (59 Arten) und den Maskarenen (36 Arten) ausgestorbenen Vögel ist dafür ein deutlicher Hinweis[31].

Schließlich wirkt auch das Inselklima mit seinen Besonderheiten auf die Zusammensetzung und die Anpassungen der Inselbewohner bestimmend ein. Von Bedeutung ist einerseits die hohe Luftfeuchtigkeit, besonders bei kleinen Inseln, andererseits die verderbliche Wirkung starker Winde, die auf flachen, kleinen Inseln eine scharfe Auslese üben, indem sie Tiere, die sich ihnen nicht entziehen können, ins Meer wehen und so vernichten.

Die beständige Feuchtigkeit des Meeresklimas der Inseln befördert, zusammen mit der großen Küstenentwicklung, in hohem Maße das Gedeihen der landbewohnenden Krebstiere aus den Reihen der Amphipoden und Dekapoden. Die meisten landbewohnenden *Orchestia* Arten (Amphipoden) leben auf Inseln, z. B. *O. chevreuxi* auf den Azoren, *O. bottae* auf Cypern, wo sie bis 1255 m Meereshöhe aufsteigt; andere Amphipodengattungen verhalten sich ähnlich: *Talitrus platycheles* kommt im Innern von Menorca vor, eine andere Art ist von Rodriguez, noch eine von Tasmanien bekannt[52]. Eine große Rolle spielen auf kleinen Tropeninseln die Landkrabben und Einsiedlerkrebse. Atolle und Koralleninseln wimmeln oft von Landkrabben (z. B. *Ocypoda*) und von Einsiedlerkrebsen (z. B. *Coenobita*), die ihre Schneckenhäuser auf dem Lande herumschleppen; sie sind hier die höchststehenden Landtiere, beseitigen die organischen Reste in der Nähe der Ansiedlungen

und verteilen die Samen der Früchte. Auf den Keeling Atollen kommen nicht weniger als 16 Arten Landkrabben und 7 Arten Einsiedler vor[53]. Auch anderen Inseln fehlen sie nicht; weit verbreitet ist auf den Inseln des Indik und Pazifik der Palmendieb (*Birgus latro*), der sich auch weiter von der Küste entfernt; manche Arten ersteigen selbst die Berge, so auf der Insel Faro (Salomons-Inseln) Bergspitzen von über 600 m ü. M.[54]; ja sie können selbst die Gehäuse von Landschnecken (*Bulimus*, *Helix*) als Wohnhaus nehmen, wie ein Einsiedler auf Fernando-Po und auf den Salomons-Inseln[54].

Die Wirkung der Winde auf fliegende Tiere, insbesondere auf schwache Flieger, wie es die Mehrzahl der fliegenden Insekten und einige Vögel sind, ist um so vernichtender, je kleiner und flacher die Inseln sind, und je stürmischer das Meeresgebiet ist, in dem sie liegen. Daher die Seltenheit fliegender Insekten auf kleinen Inseln. Auf den nordfriesischen Inseln z. B. kommen gewisse auf dem Festland häufige Insektengattungen und -arten nur spärlich oder gar nicht vor, wie *Pieris*, *Hipparchia*, *Vanessa*; *Eristalis*, *Empis*, *Anthrax*, *Melanostoma*, *Rhingia*. Auf den Halligen, wo die Bedingungen noch ungünstiger sind, ist die Zahl der Insektenarten nur 24[55]. Besonders sind die Schmetterlinge, die dem Wind eine große Angriffsfläche bieten, von Stürmen bedroht, vor allem die Tagfalter, die sich im Fluge begatten. Viele Inseln, die wohl Schmetterlinge ernähren könnten, haben eine Falterfauna, die sich aus sehr flugfähigen, weitverbreiteten Formen, die ständig wieder zuwandern, zusammensetzt, z. B. Ascension. In St. Helena besteht ein großer Teil der Großschmetterlinge aus solchen Kosmopoliten: die 4 Tagfalter (*Danais chrysippus*, *Diadema bolina*, *Pyrameis cardui*, *Lycaena boetica*) und die 2 Sphingiden (*Chaerocampa celerio*, *Acherontia atropos*) sind typische Beispiele. *Acherontia*, früher häufig, verschwand 1854 plötzlich und trat 1874 wieder auf[56], ist also wohl über die weite Meeresstrecke zugeflogen. Die an Tagfaltern armen Galápagos-Inseln haben fünf solcher weitverbreiteter flugstarker Schwärmer und auf Barbados sind Schwärmerarten unverhältnismäßig zahlreich[57]. Die eingeborenen Inselfalter sind in besonders stürmischen Gebieten flugunfähig, mindestens im weiblichen Geschlecht[58].

Flügellosigkeit ist überhaupt bei Inselinsekten häufiger als bei denen der Festländer. Die Orthopteren Neu-Seelands haben in der Mehrzahl der Arten aller Ordnungen keine oder verkümmerte Flügel, eine Erscheinung, die auch in Tasmanien beobachtet wird, sich aber in Australien bei weitem nicht in gleichem Maße wiederholt[59]. Auch für die Hawaiischen Inseln sind zahlreiche Fälle von Flügellosigkeit bei Insekten zusammengestellt (Perkins). Von 550 Käferarten auf Madeira sind 200 flugunfähig (Wollaston). Am verbreitetsten ist diese Rückbildung der Flügel bei den Insekten der antarktischen Inseln. Auf den Kerguelen und den Crozet-Inseln, Südgeorgien und den Auckland-Inseln, wo sturmfreie Tage Ausnahmen sind, ist die große Mehrzahl der Insekten flügellos oder besitzt nur Flügelstummel, auch in solchen Gruppen, die meist geflügelt sind, wie Schmetterlinge, Fliegen und Käfer. Unter 17 Insektengattungen von den Crozet-Inseln befinden

sich 14 flugunfähige. Von 35 auf den Kerguelen gefundenen Insekten-Arten ist die Mehrzahl flugunfähig (Abb. 131), von 8 endemischen Fliegen z. B. ist nur eine normal geflügelt; alle führen sie eine sehr verborgene Lebensweise, die sie vor der Gewalt der Stürme sichert[60]). Auch von den Falklandinseln ist eine flügellose Fliege und eine ebensolche Tipulide bekannt; auf den Auckland-, Macquarie- und Campbell-Inseln kommen ebenfalls Fliegen mit rückgebildeten Flügeln vor. Auf der sturmumbrausten arktischen Popof-Insel hat die Harriman-Alaska-Expedition[61]) eine Schnake, *Tipula septentrionalis,* mit ganz kleinen, untauglichen Flügeln gesammelt, eine Art, die in anderen Gegenden normale Flugorgane besitzt.

Die geringe Zahl fliegender Insekten macht es ohne weiteres verständlich, daß auf solchen kleinen Inseln auch Tiere selten sind, die

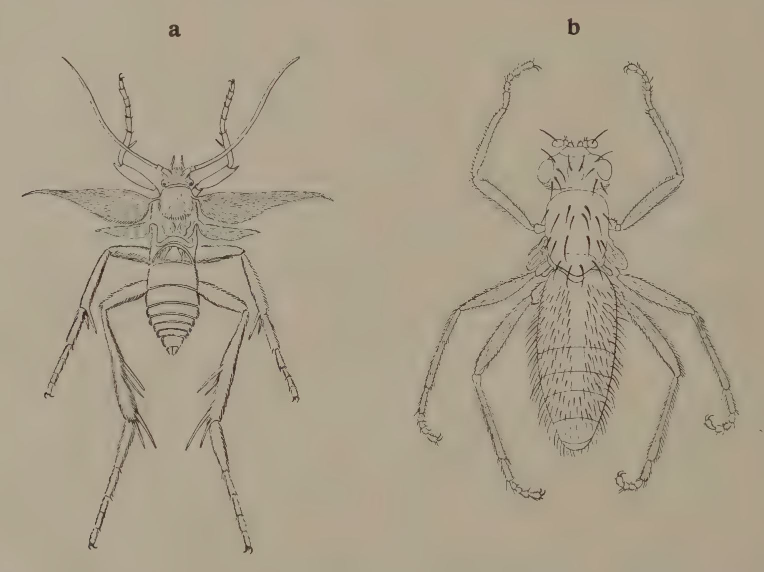


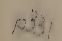
Abb. 131. Insekten mit rudimentären Flügeln von den Kerguelen: a) Motte *Pringleopsis kerguelensis*, Vergr. 2fach. b) Fliege *Apetenus litoralis*, Vergr. 9fach. Nach G. Enderlein.

sich von fliegenden Insekten ernähren, also Schwalben und Segler, Fliegenschnäpper und Kleinfledermäuse. So sind auf Neu-Seeland nur zwei Fledermäuse gefunden, und diese kommen in beschränkter Stückzahl vor; die eine davon, *Mystacina tuberculata*, betreibt die Insektenjagd nicht nur in der Luft, sondern auch beim Herumklettern im Gezweig der Bäume; sie ist der einzige baumbewohnende insektenfressende Säuger der Insel[62]). Fruchtfressende Fledermäuse dagegen sind auf Inseln nicht selten. Auf den windstillen Galápagos-Inseln freilich finden sich Schwalben (*Progne concolor*) und zwei Arten Tyrannen[63]). Im Zusammenhang damit ist es von Bedeutung, daß einige Inselfledermäuse zur Fischnahrung übergegangen sind: auf den westindischen Inseln ist das *Noctilio leporinus*, die daher auch das Überfliegen von Meeresarmen nicht scheut, auf allen Inseln vorkommt und keine Lokalrassen

bildet[64]); ähnliches nimmt Trouessart[65]) für den über die ganze nördliche Hälfte des Pazifik verbreiteten *Pteropus keraudreinii* an.

Literatur.

1) *Peschel, Probleme, S. 64 ff. — 2) *Wallace, Island Life, S. 234 ff. — 3) G. Baur, Amer. Naturalist 25, S. 217—229 u. 307—326. A. Pilsbry, Proc. Ac. Nat. Sc. Philadelphia 1900, S. 568—581. — 4) *Island Life, S. 306. — 5) G. A. Boulenger, Catalogue of the Batrachia gradientia 2. Ed. 1882. — 6) Th. Barbour, Mem. Mus. Comp. Zool. Cambridge Mass. 44, S. 59. — 7) *v. Martens, Ostasien 1, S. 316. — 8) T. Blackburn, Ann. Mag. N. Hist. (5) 14, S. 412—421. — 9) G. A. Boulenger, Nature 72, S. 421. — 10) R. Greeff, S.B. Ges. Natw. Marburg 1882, S. 37. — 11) *Jordan and Evermann, Fishes, S. 2501. — 12) W. Leche, Zoologica 20. — 13) W. Kobelt, Jahrb. Nass. Ver. 49, S. 53—69. — 14) H. v. Kiesewetter, Berliner Entom. Ztschr. 11, S. 347 ff. — 15) *Hartert, Wanderjahre, S. 111. — 16) L. v. Graff bei *Bronn, Kl. u. O. 4^2, S. 3368. — 17) C. Ribbe, Mitt. Ver. Erdkunde Dresden 2, S. 139—144. — 18) E. v. Martens in *Weber, Ergebnisse 2, S. 261. — 19) O. v. Möllendorf, Abh. Natf. Ges. Görlitz 22. — Cooke in *Cambridge Nat. Hist. Mollusca, S. 307. — 20) Th. Barbour, Mem. Mus. Comp. Zool. Cambridge Mass. 44, Nr. 1 u. 2. — 21) H. Simroth, Globus 52, S. 248. — 22) *Scharff, Europ. Animals, S. 104. — 23) *P. u. F. Sarasin, Materialien 3, S. 92. — 24) L. G. Seurat, Bull. Mus. Oc. Monaco Nr. 65. — 25) H. Simroth, Globus 52, S. 237. — 26) *Hantzsch, Island, S. 73. A. Laubmann, ZJb. Syst. 39, S. 58. — 27) *Hutton and Drummond, New Zealand, S. 22. — 28) *Wyv. Thomson, Atlantic 2, S. 165, 184 f. — 29) Newton vgl. Schmarda, Geogr. Jahrb. 6, S. 134. — 30) Evans in *Cambridge Nat. Hist. Birds, S. 291 f. — 31) L. Lorenz, Verh. Zool. bot. Ges. Wien 1908, S. (217)—(232). — 32) F. Siebenrock, ZJb. Suppl. 10. — 33) W. Rothschild, Zool. Cbl. 2, S. 183. — 34) A. Günther, Journ. Linn. Soc. 13. — 35) M. Hiesemann, Die Lösung der Vogelschutzfrage, 5. Aufl., Leipzig 1911, S. 17 ff. — 36) H. Simroth, Arch. f. Natg. 1881^1, S. 197. — 37) Th. Studer, Mitt. Naturf. Ges. Bern 1888, S. 80 und 1913, S. 90 f. Th. Arldt, Monatshefte naturw. Unterricht 1, S. 369—373. M. Hilzheimer, Arch. Rassen- u. Ges.-Biologie 6, S. 305—321. O. Antonius, Verh. Zool. bot. Ges. Wien 64, S. (17)—(21). — 38) W. Marshall, Zeitschr. f. Naturw. 71, S. 222. — 39) *v. Martens, Ostasien 1, S. 258. — 40) O. v. Möllendorf, ZJb. 2, S. 588—590. — 41) Zool. Cbl. 6, S. 178. — 42) A. Makowsky, Verh. Natf. V. Brünn 46, S. 76. — 43) *v. Martens, Ostasien 1, S. 259. — 44) O. Thomas, Proc. Z. Soc. 1901. — 45) 44. Jber. Senckenb. Ges., S. 51. — 46) L. Pohl, Zool. Anz. 38, S. 51. — 47) A. Krauße, Arch. f. Natg. 80^A, S. 106. — 48) G. Hagmann, Arch. Rassen-Ges.-Biol. 5, S. 2. — 49) *Leydig, Horae, S. 218. — 50) R. C. L. Perkins, Fauna hawaiiensis nach Zbl. Zool. Biol. 4, S. 194. — 51) Nature 109, S. 22. — 52) J. de Guerne, Bull. Soc. Zool. France 13, S. 59—66. — 53) F. W. Jones, Proc. Zool. Soc. 1909, S. 132—160. — 54) *Guppy, Solomon I., S. 331. — 55) P. Knuth, Blumen und Insekten auf den nordfriesischen Inseln. Kiel und Leipzig 1894. — 56) J. Ch. Melliss, St. Helena. London 1875, S. 181. — 57) *Maxwell-Lefroy, Indian Insects, S. 466. — 58) A. Seitz, ZJb. Syst. 5, S. 531. — 59) Hochstetter nach J. D. Alfken, ZJb. Syst. 19, S. 585. — 60) G. Enderlein in *Erg. D. Tiefsee-Exp. 3. — 61) Harri-



man-Alaska-Expedition: Alaska 9, S. 16. — 62) G. E. Dobson, Ann. Mag. Nat. Hist. (5) 14, S. 153—159. — 63) *Wallace, Island Life, S. 271. — 64) G. M. Allen, Bull. Mus. Comp. Zool. 54, Nr. 6, S. 189. — 65) E. L. Trouessart, Ann. Sc. nat. Zool. (6) 8, S. 17.

XXVII. Die Tierwelt der unterirdischen Räume[1]).

Unter ganz eigenartigen Bedingungen lebt die Tierwelt, und zwar sowohl Wasser- wie Lufttiere, in unterirdischen Räumen. Die Wohnplätze solcher Tiere sind nicht etwa nur Höhlen und Grotten mitsamt ihren stehenden und fließenden Gewässern, sondern auch Ritzen und Spalten des Gesteins, Bergwerksschächte, Keller und Katakomben, Wasseradern, Grundwasser und tiefe Brunnen. Ja, diese dem Menschen weniger zugänglichen und daher kaum untersuchten Räume stellen meist die viel ausgedehnteren Wohnplätze dar, von denen aus die weiten Räume der Höhlen mindestens einen großen Teil ihrer Tierbevölkerung erhalten haben. Besonders Kalkgebirge, wie der Karst oder die Alb, sind ganz durchsetzt von Spalten und Klüften, und in diesen rieselt und rinnt ein ganzes System von kleinen und größeren Wasserläufen, die dann schließlich gesammelt als starke Quellen zutage treten. Diese Räume weichen von den meisten übrigen Lebensräumen durch ihre besonderen Bedingungen sehr stark ab; durch Auslese und unmittelbare Einwirkung entsteht hier eine Lebensgemeinschaft, deren Mitglieder eine Menge ähnlicher Eigentümlichkeiten in konvergenter Entwicklung aufweisen.

Die „Höhlentiere“, wie man die Bewohner der unterirdischen Räume kurz nennen kann, sind nicht alle in gleicher Weise an das unterirdische Leben gebunden. Sie werden in drei Gruppen eingeteilt: 1. ständige ausschließliche Höhlenbewohner, eucavale Tiere (Troglobien), die den unterirdischen Räumen eigen sind und außerhalb von ihnen nur gefunden werden, wenn sie gewaltsam verschleppt worden sind, etwa durch Hochwasser (z. B. der Olm [*Proteus*] im Zirknitzer See), oder wenn sie an den oberflächlichen Mündungen solcher Räume, wie Quellen u. a., zuweilen ans Licht kommen, wie der Höhlenflohkrebs (*Niphargus*)[2]) oder die Höhlenschneckchen der Gattung *Lartetia*[3]). 2. Stellenweise und zeitweilige Höhlenbewohner, tychocavale (troglophile) Tiere, die auch an der Oberfläche vorkommen, aber mit mehr oder weniger großer Regelmäßigkeit in unterirdischen Räumen immer oder wenigstens zu bestimmten Jahreszeiten gefunden werden. Das ist eine bunte Gesellschaft. Manche sind weitverbreitete Formen, Ubiquisten, die eben auch in Höhlen vorkommen; so gehören die fünf häufigsten Höhlencopepoden (*Cyclops viridis, strenuus, serrulatus, — fimbriatus, bicuspidatus*) auch sonst zu den verbreitetsten ihrer Gattung und kommen z. B. auch in den Seetiefen vor[4]). Andere, die ober- wie unterirdisch leben können, sind in Höhlen usw. viel zahlreicher als außerhalb, so z. B. die Milben *Linopodes longipes* und *Porrhostaspis lanulata*, der Opilionide *Nemastoma*

lugubre und der Podure *Macrotoma viridescens*[5]); sie bilden gleichsam einen Übergang zu den Eucavalen. Noch andere dagegen sind seltener zum unterirdischen Leben übergegangen, z. B. der Strudelwurm *Planaria montenegrina*, der in seiner Heimat überall in den Bächen, aber selten in Höhlengewässern gefunden wird. Von manchen Arten leben einzelne Stücke ständig, andere nur zeitweilig in Höhlen, wie bei dem mediterranen Höhlenmolch *Spelerpes fuscus*, von dem eine Anzahl der Individuen ihre unterirdischen Schlupfwinkel in der feuchten Jahreszeit verlassen, um sie erst beim Eintritt des Sommers wieder aufzusuchen. Wieder andere benutzen die Höhlen regelmäßig als Winterquartier, so unter den Schmetterlingen die Spanner *Triphosa dubitata* und *T. sabaudiata* und die Eule *Scoliopteryx libatrix*[6]. Schließlich haben manche dort regelmäßig ihren Ruhe- und Schlafplatz, gehen aber ihrer Nahrung außerhalb der Höhlen nach, wie manche Fledermäuse oder der Guacharo (*Steatornis caripensis*) des tropischen Südamerika. 3. Zufällige Höhlenbewohner, xenocavale (trogloxene) Tiere, die sich hierher verirrt haben, wie Landkäfer und die meisten Pseudoskorpione in Höhlen mit offenem Eingang, oder durch Hochwasser eingespült worden sind, wie *Planaria gonocephala* oder Fische der offenen Gewässer in unterirdischen Gewässern, in denen sie dann eine Zeitlang ausdauern können.



Abb. 132. *Aphorura stillicidii*, ein Springschwanz aus der Adelsberger Grotte. Vergr. 20-fach. Nach K. Absolon.

Die Höhlentiere sind teils Wasser-, teils Lufttiere. Sie gehören zu mannigfachen Tiergruppen: man findet nicht wenige Arten Turbellarien, einige Borstenwürmer wie den Oligochaeten *Haplotaxis gordioides*, in einer Höhle der Hercegowina sogar einen Egel, *Dina absoloni*[7]); von Schnecken kommen sowohl Prosobranchier wie Pulmonaten, Wasser- wie Landschnecken in einer Anzahl von Gattungen und Arten vor. Die Hauptmasse der Höhlentiere aber gehört zu den Arthropoden, und zwar die Wasserbewohner zu den Krustazeen, die Lufttiere zu den Tausendfüßern, Insekten und Spinnentieren. Von Krebstieren sind neben einigen Entomostraken besonders Amphipoden, Isopoden, und zwar überwiegend landbewohnende, und Dekapoden vorhanden. Unter den Insekten überwiegen bei weitem die Springschwänze (Collembolen) (Abb. 132) und Käfer, während Dipteren und Trichopteren sehr zurücktreten und Heuschrecken nur durch wenige Arten vertreten sind. Unter den Spinnentieren sind Milben und echte Spinnen am zahlreichsten; daneben kommen auch Pseudoskorpione und Phalangiden vor. Die Wirbeltiere sind durch Fische und Schwanzlurche (Urodelen) vertreten. Dagegen fehlen in den Höhlen bisher Coelenteraten, Bryozoen, Tardigraden und Muscheln; von Insekten fehlt alles, was auf grüne Pflanzen angewiesen ist, vor allem Acridier, Hymenopteren, Schmetterlinge, auch Reptilien und homöotherme Wirbeltiere sind unter den Eucavalen nicht vorhanden.

Die Tierwelt der unterirdischen Räume stammt von der Oberfläche und ist früher oder später dorthin eingewandert. Viele dieser Tiere waren schon vorher auf ein Leben an feuchten, kühlen und dunklen Orten angewiesen. Alle trikladen Strudelwürmer z. B. fliehen das Licht und halten sich tagsüber unter Steinen verborgen; die oberirdischen Vertreter der Käfergattung *Trechus* leben versteckt unter Steinen und an anderen feuchten und schattigen Stellen, besonders im Gebirge; die Springschwänze und Milben werden meist unter Laub, Steinen, Baumrinde gefunden und sind oft augenlos, auch an oberirdischen Fundstellen; auch die am Licht lebenden Vertreter der Fischfamilie Amblyopsidae, insbesondere der Gattung *Chologaster*, *Ch. cornutus* und *Ch. papilliferus*, sind negativ heliotropisch und verstecken sich unter Steinen. Die Einwanderung in die Unterwelt ist nicht überall in gleicher Weise erfolgt. Manche Wassertiere werden durch die Strömung des Baches oder Flusses auch in die dunklen Teile des Strombettes mitgerissen; andere wanderten umgekehrt, der Strömung entgegen, durch die Quellen in Spalten und Klüfte und von dort auch in weitere Räume, wie Grotten, ein. Lufttiere kamen zum Teil durch die Höhleneingänge; zum Teil aber sind sie von dem Leben in Rissen und Spalten des Bodens immer tiefer gedrungen und kamen auf diesem Wege auch in weitere Räume. Die bis vor kurzem völlig geschlossene Šošůvker-Höhle in Mähren enthält nur 9 Tierarten, lauter winzige Formen (5 Springschwänze, 4 Milben); offene Höhlen haben viel reichere Bewohnerschaft, z. B. die Slouper Höhle über 50 Arten, die Vypustek-Höhle etwa 30 Arten[8]).

Aus dem Betrage der Umwandlungen, die die Arten während ihres unterirdischen Lebens erfahren haben, und aus anderen Anhaltspunkten hat man die relative Dauer ihres Aufenthalts in den Höhlen zu erschließen versucht. So unterscheidet Komarek[9]) neben xenocavalen Planarien jüngere und ältere Höhlenformen. Die jüngeren, *Planaria anophthalma* und *Pl. montenegrina*, sind Rassen der *Pl. alpina*, die als stenotherm kälteliebendes Tier nach dem südlichen Europa nur während der Abkühlungsperiode in der Eiszeit gelangen konnte; daher können ihre Abkömmlinge erst nach dem Diluvium in die Höhlen eingewandert sein. Dagegen scheinen *Sorocelopsis decemoculata* und die „Landtriklade" *Geopaludicola absoloni* schon wesentlich länger unterirdisch zu leben, weil Planarien von ihrer Organisation sonst nicht vorkommen. Auch *Dendrocoelum subterraneum* wird zu den älteren Höhlenbewohnern gestellt; doch versagen hier die Kriterien, wie ja überhaupt diese historischen Schlußfolgerungen stets mehr oder weniger unsicher sind.

Die Lebensbedingungen in den unterirdischen Räumen sind nur geringem Wechsel unterworfen; jahrein jahraus bleiben sie gleich. Es herrscht hier eine ununterbrochene tiefe Finsternis, eine gleichmäßige verhältnismäßig hohe Luftfeuchtigkeit und eine in engen Grenzen schwankende Temperatur etwa von der Höhe der mittleren Jahrestemperatur der Örtlichkeit. Die Luftbewegung ist in den Höhlen gering, meist nur in der Nähe des Eingangs fühlbar. Regen und Schnee,

Frost, Hitze und Wind sind den Höhlen fremd. Dazu kommt noch, als wichtig für die Umbildung der Tierwelt, die sehr scharfe Isolierung der Arten in den unterirdischen Räumen, die nur bei Inseln in vergleichbarem Maße vorhanden ist.

Am wirksamsten in ihrem Einfluß auf die Tierwelt ist die in den unterirdischen Räumen herrschende Finsternis. Sie ist hier noch wirksamer als in großen Meerestiefen, wo doch immerhin durch das Leuchten mancher Tiere gewisse Mengen von Licht erzeugt werden. Auch die Tiere in abyssischen Tiefen der Süßwasserbecken sind nicht derartig scharf von allem Licht abgeschnitten, als doch manchen von ihnen möglich ist, belichtete Teile des Wassers schwimmend zu erreichen. Der Einfluß der Dunkelheit äußert sich nach verschiedenen Richtungen.

Von grundlegender Bedeutung für das Leben in unterirdischen Räumen ist es, daß hier infolge des vollständigen Lichtmangels keine grünen Pflanzen gedeihen können. Diese bilden aber durch ihre Fähigkeit, mit Hilfe der Lichtenergie organische Substanz aufzubauen, die Grundlage für die Ernährung der Tiere. Daraus folgt ohne weiteres, daß alle Nahrung für die Höhlentiere irgendwie von außen eingeführt werden muß, sofern nicht Pflanzenwurzeln bis in jene Tiefen reichen. Diese Versorgung mit Nahrung geschieht an verschiedenen Stellen verschieden nachhaltig. Eine wichtige Grundlage bilden Pflanzenstoffe, wie Holz, Blätter und dgl., auf denen dann Schimmelpilze und Hutpilze wachsen können; in den Karsthöhlen konnten Welwitsch und Pokorny mehr als 10 Arten chlorophyllfreier Pflanzen nachweisen. Pilzfresser sind in den unterirdischen Räumen z. B. unter den Käfern die sog. Höhlensilphiden (*Adelops, Orycus, Leptoderes* u. a.) und viele Schnecken. Höhlen, bei denen es vom Eingang her in die Tiefe geht, sind daher im allgemeinen nahrungsreicher und daher tierreicher als solche, bei denen der Eingang ansteigt, weil dort viel mehr Stoffe eingespült werden können. Viel wird auch durch das strömende Wasser, Höhlenbäche und -flüsse, beständig in die Höhlen getragen. Eine andere ergiebige Nahrungsquelle bildet der Kot der Fledermäuse; in diesen zuweilen in gewaltigen Massen angehäuften Stoffen leben vor allem Springschwänze und Milben. Schließlich gelangen mit dem Sickerwasser gelöste und kolloidale organische Stoffe pflanzlichen Ursprungs in die Höhlen und Spalten. So fand Absolon[10]) in der schon genannten, ursprünglich einganglosen, völlig geschlossenen Šošůvker Höhle bei Sloup in Mähren, in der auch keine Fledermäuse vorkommen, Springschwänze (*Dicyrtoma, Heteromurus, Anurophorus*) und Milben in unglaublicher Menge; manche Tropfsteingebilde sind mit diesen Tierchen bedeckt, im wahren Sinne des Wortes. Die Springschwänze nähren sich dort von den kolloidalen organischen Stoffen, die im Sickerwasser vorhanden sind, und häufen sich daher an den feuchten Stellen, um die Vertiefungen der Stalagmiten, an, wohin das Wasser von den Stalaktiten der Decke herabtropft.

Die Größe und die Menge der Tiere bilden einen Maßstab für die Menge der in der Höhle verfügbaren Nahrung. Im allgemeinen ist diese gering, und dementsprechend sind die Höhlen tierarm und

die Bewohner klein. Die Höhlenschneckchen, besonders die Pflanzenfresser unter ihnen, sind meist von sehr geringen Ausmaßen; die *Zospeum*-Arten, die Höhlenpupide *Aspasita hauffeni*, die Hydrobiiden (*Lartetia, Paladilhia, Belgrandia*) und die Valvatiden (*Tropidina*) messen nur wenige Millimeter; nur einige Raublungenschnecken aus den Höhlen von Süddalmatien und der Hercegowina können mittelgroß genannt werden[11]. Springschwänze und Milben sind fast durchweg winzige Tiere. Auch die unterirdisch lebenden Käfer sind klein, die *Trechus*-Arten z. B. im allgemeinen 4—6 mm lang. Etwas größer werden die Wassertiere, obgleich sie immer noch klein sind. Die Fische erreichen meist nur 50—60 mm Länge, nur *Amblyopsis spelaeus* kommt zu einem Höchstmaß von 135 mm. Der Grottenolm (*Proteus anguineus*) ist mit 250 bis höchstens 285 mm der Riese unter den Höhlentieren. Aber auch unter den Arthropoden kommen hier und da Formen vor, die das Ausmaß ihrer Verwandten stark übertreffen, so die von Absolon in Höhlen der Hercegowina gefangenen Riesenamphipoden *Stygodytes balcanicus* (Abb. 133) und *Antroplotes herculeanus*, die 50 mm und mehr Länge erreichen[12], oder die Springschwänze *Aphorura gigantea* und *Tetrodontophorus gigas*; auch der gemeine Höhlenflohkrebs *Niphargus* kann eine Länge von 30 mm erreichen[13].



Abb. 133. Höhlenflohkrebs *Stygodytes balcanicus* aus unterirdischen Gewässern der Hercegowina. Länge 5 cm. Nach K. Absolon.

Manche Höhlen scheinen dagegen recht reich an Nahrung zu sein, nach der Menge der Tiere zu urteilen. So fing Viré in den Puits de Padirac (Lot) gegen 10000 Stück *Niphargus* und 50000 Stück *Bithynella*; in der Mammuthöhle kommt das Schneckchen *Carychium stygium* in Menge auf feuchtem Holz vor[14], und auf die Häufigkeit der Springschwänze und Milben in der Šošůvker Höhle wurde schon hingewiesen.

Die Pflanzen- und Detritusfresser dienen auch hier als Nahrung für die Raubtiere, die an Zahl natürlich viel geringer sind. Solche sind z. B. Spinnen, Pseudoskorpione und Milben; winzige Milben, wie *Pygmophorus*, kann man zehnmahl größere Springschwänze (*Lepidocyrtus*) und fünfzehnmal größere Spinnen (*Porrhoma*) dahinschleppen sehen[15]. Eine Anzahl Schnecken aus südbalkanischen Höhlen sind

nach ihrer Radula sicher Räuber[11]). Räuberisch leben auch die Heuschrecken der Höhlen. Ebenso dürften sich die zehnfüßigen Krebse (Garnelen und *Cambarus*) von lebender Beute nähren. Vor allem aber sind alle Wirbeltiere der Höhlen auf tierische Nahrung angewiesen: vom Olm weiß man, daß er hauptsächlich Flohkrebse frißt; *Spelerpes* ernährt sich von Insekten.

Auf den vollständigen Mangel an Licht in den Höhlen ist es zurückzuführen, daß so viele Höhlentiere farblos sind, durchscheinend oder milchweiß. Als Beispiele seien die Höhlenplanarien, der Egel *Dina absoloni*, viele Dunkelkrebse, wie *Niphargus* und *Asellus cavaticus*, *Palaemonetes antrorum* und *Cambarus pellucidus*, viele Collembolen, die Höhlenschneckchen, die Höhlenfische *Amblyopsis spelaeus* aus dem Mississippigebiet und *Lucifuga* aus Cuba und der Grottenolm *Proteus anguineus* genannt. Allgemein ist diese Farblosigkeit nicht, auch nicht bei Eucavalen. So haben die Höhlenfische *Typhlichthys* und *Troglichthys* noch Spuren von Zeichnung; die Höhlenspinne *Stalita taenaria* zwar ist farblos, alle übrigen Spinnen aus Höhlen sind dagegen mehr oder weniger dunkel gefärbt; auch die Höhlenkäfer sind durchweg gefärbt, wenn auch blasser als ihre an der Oberfläche lebenden Verwandten. Bei den Fischen aus der Familie der Amblyopsiden läßt sich der Übergang zum Dunkelleben und die damit zusammenhängenden Färbungsänderungen schön nebeneinander beobachten[16]). Von den drei Arten *Chologaster* lebt *Ch. cornutus* in Florida im freien Wasser, *Ch. papilliferus* lebt in Quellen, unter Steinen, *Ch. agassizii* ist ein Höhlenfisch aus der Mammuthöhle; ebenfalls auf das Höhlenleben beschränkt sind *Typhlichthys subterraneus* und *Amblyopsis spelaeus*. Bei den *Chologaster*-Arten wird die Färbung blässer von *Ch. cornutus* zu *Ch. agassizzii*; *Typhlichthys* ist kremfarbig und zeigt noch reichlich Pigment, *Amblyopsis* ist fleischfarben, Blut und Leber scheinen durch, nur um den Flossengrund und am Kopf ist noch gelbliche Färbung vorhanden. Bei anderen Tierformen scheint die Färbung schneller zu schwinden: der in den Clausthaler Gruben (Harz) gefundene Bachflohkrebs (*Gammarus pulex*) ist farblos, und *Planaria montenegrina*, die in den Bächen der Balkangebirge weit verbreitet ist, hat in der Höhle Golubnjaka (Zentraldalmatien) völlig milchweiße Färbung[17]).

Auch Versuche zeigen, daß unter dem Einfluß von Dunkelheit das Pigment schwindet. Viré hielt *Gammarus fluviatilis* in Aquarien in den Pariser Katakomben; im Verlauf von 6 Monaten trat allmählich Entfärbung ein, und schließlich schwand das Pigment vollständig. Andererseits zeigte der Höhlenflohkrebs *Niphargus*, bei Tageslicht gehalten, nach weniger als 2 Monaten Pigmentflecke, und beim Grottenolm (*Proteus*) stellt sich unter Einwirkung des Lichts eine dunkle, violettbraune Pigmentierung ein. Die Fähigkeit, Pigment zu bilden, ist hier also durch ungezählte Generationen des unterirdischen Daseins erhalten geblieben. Absolon[18]) gibt an, daß für manche unterirdisch lebende Collembolen (*Dicyrtoma, Heteromurus, Tritomurus*) und Milben (*Scyphius, Gamasus niveus*) schon kurze Lichteinwirkung tödlich sei; setzt man sie, vermischt mit oberirdischen Arten, dem Tageslicht aus, so

sind jene in wenigen Minuten tot, während diese munter herumlaufen. Ob das auf chemischer Wirkung des Lichtes beruht oder ob die Wärmestrahlen dabei beteiligt sind, ist leider nicht genauer untersucht worden.

Sehr verbreitet ist bei unterirdisch lebenden Tieren auch die Rückbildung der Augen, der Sehnerven und der optischen Ganglien. Viele Höhlenturbellarien lassen äußerlich keine Augen erkennen; bei den aus einer Höhle stammenden *Planaria montenegrina* erscheinen sie im Vergleich mit oberirdischen Stücken der Art in Rückbildung begriffen; die Dunkelform *Pl. vitta* hat noch Augen. Der Egel *Dina absoloni* hat keine pigmenthaltigen Augen. Bei vielen Höhlenschnecken, insbesondere bei *Lartetia*, erscheinen die Augen zurückgebildet; dagegen ist bei der Nacktschnecke *Limax variegatus* in den Würzburger Kasematten zwar mit dem Hautpigment auch das Pigment der Augen geschwunden, diese selbst aber sind noch wohlausgebildet[19]). Rückbildung der Augen zeigen auch die Höhlenkrebse *Niphargus, Asellus, Cambarus.* Zahlreiche Käfer der Höhlen (*Trechus* Untergattung *Anophthalmus*, die Blindrüßler *Caulomorphus*, die Höhlensilphiden *Bathyscia*, *Orostygia* u. a.) sind augenlos. Bei dem Grottenolm (*Proteus*) und den amerikanischen Höhlensalamandern *Typhlomolge* und *Typhlotriton* sind winzige Reste der Augen mit allen Zeichen der Rückbildung geblieben. Die Springschwänze der Höhlen sind teils augenlos, teils haben sie Augen, wie das ebenso bei den oberirdisch lebenden Formen ist. Unter den Milben sind die Gamasiden der Höhlen durchaus augenlos; andere Milben sind teils mit, teils ohne Augen, wie auch manche oberirdischen Arten augenlos sind. Der Käfer *Machaerites mariae* (Pselaphide) wird mit oder ohne Augen gefunden, je nachdem er in geringerer oder größerer Entfernung vom Grotteneingang lebt[20]). In der oben (S. 563) aufgeführten Reihe der Amblyopsiden haben die drei Arten *Chologaster* gutausgebildete Augen, aber mit zunehmendem Dunkelleben von abnehmender Größe; bei *Amblyopsis*, *Typhlichthys* und *Troglichthys* sind die Augen in ihrer Größe rückgebildet, die Linse ist winzig, der Glaskörperraum geschrumpft, die Netzhaut mehr oder weniger rudimentär, pigmentarm oder pigmentfrei (Abb. 134)[21]).

Es ist der Gedanke angeregt worden, ob die Rückbildung der Augen nicht schon vor dem Übergang zum unterirdischen Leben vorhanden gewesen sei, so daß der Wechsel der Lebensweise dadurch erleichtert wurde. Das ist für manche Formen, wie Springschwänze und Milben, sehr einleuchtend, gilt aber sicher nicht für alle, z. B. nicht für den Käfer *Machaerites mariae* oder für *Planaria montenegrina.* Dagegen spricht auch der schöne Versuch von P. Kammerer[22]), dem es gelang, durch Einwirkung von rotem Licht auf die Larven des Grottenolms die Rückbildung des bei den neugeborenen Tieren noch verhältnismäßig größeren Auges zu verhindern und erwachsene Olme mit gut ausgebildeten, wenn auch vergleichsweise kleinen Augen zu züchten. Virés Versuch, bei *Gamarus fluviatilis* durch Haltung im Dunkeln eine Rückbildung des Auges herbeizuführen, hatte auch

nach einjähriger Dauer noch keinen Erfolg. Es verhalten sich offenbar die Tiere sehr verschieden gegen die Dunkelheit, sowohl was den Schwund des Hautpigments als auch was die Rückbildung der Augen betrifft. Daher muß ein Schluß aus diesen Verhältnissen auf die relative Dauer des Höhlenlebens durchaus unsicher sein, außer vielleicht, wenn es sich um nahe Verwandte handelt, wie bei den Amblyopsiden.

Der Verlust der Sehorgane geht bei den unterirdisch lebenden Tieren, ganz ähnlich wie bei den Bewohnern der Tiefsee, mit einer stellvertretenden stärkeren Ausbildung anderer Sinnesorgane Hand in Hand. Viele Insekten, Tausendfüßer und Spinnentiere der Unterwelt besitzen Beine und Fühler von auffälliger Länge, oft mit einem dichten Pelz von Tasthärchen besetzt. Besonders lange Fühler haben die

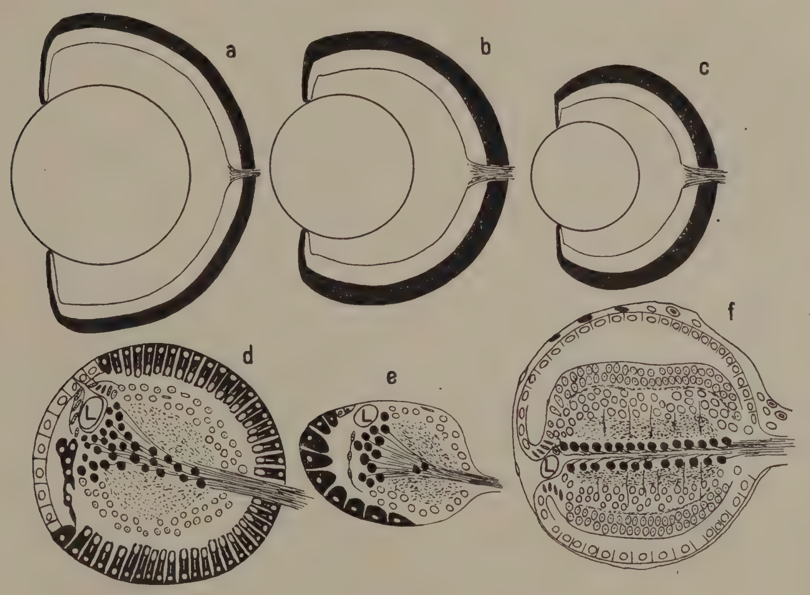


Abb. 134. Rückbildung der Augen bei amerikanischen Höhlenfischen: a—c Augen von *Chologaster cornutus*, *C. papilliferus* und *C. agassizii*. Vergr. 40fach. d—f Rudimentäre Augen von *Amblyopsis spelaeus*, *Troglichthys rosae* und *Typhlichthys subterraneus*. L Linse. Vergr. 200fach. Nach C. H. Eigenmann.

Locustiden der Höhlen; z. B. *Phalangopsis angulata* aus der Grotte Cacahuamilpa in Mexiko hat bei 9 mm Körperlänge Fühler von 48 mm Länge[23]). Bei vielen Höhlenkäfern, Spinnen und Milben sind die Beine sehr lang (Abb. 135 a); andere Käfer tragen auf dem ganzen Körper verstreut Tasthaare von ungewöhnlicher Länge (Abb. 135 b). Der von Jeannel gezüchtete Höhlenkäfer *Antisphodrus navarricus*, der gegen Beleuchtungsunterschiede gleichgültig ist, zeigte sich sehr empfindlich gegen die leiseste Luftbewegung, wie sanftes Anblasen[24]). Auch bei Höhlenkrebsen ist auffällige Verlängerung der Antennen beobachtet; bei dem Höhlenamphipoden *Stygodytes* (Abb. 133), sind sie länger als der Körper, und die unterirdischen *Cambarus* haben längere Antennen als ihre oberirdischen Gattungsgenossen[25]).

Die Organe des chemischen Sinnes erscheinen bei vielen Höhlentieren ebenfalls höher ausgebildet als bei ihren Verwandten. So sind die „Riechkolben“ an den Antennen der Höhlenassel (*Asellus cavaticus*) stärker entwickelt als bei der gewöhnlichen Wasserassel; daß sie auch empfindlicher sind, geht aus der Beobachtung Nagels[26]) hervor, daß *A. cavaticus* einem Krystall von Chlorbaryum ausweicht, über den *A. aquaticus* ungestört hinüberkriecht. Bei dem Flohkrebs (*Gammarus*) trat in Virés Dunkelversuchen[27]) schon nach wenigen Monaten eine merkliche Hypertrophie der chemischen Sinnesorgane ein. Bei einem blinden Gammariden aus einer Höhle Montenegros fand Schäferna[28])

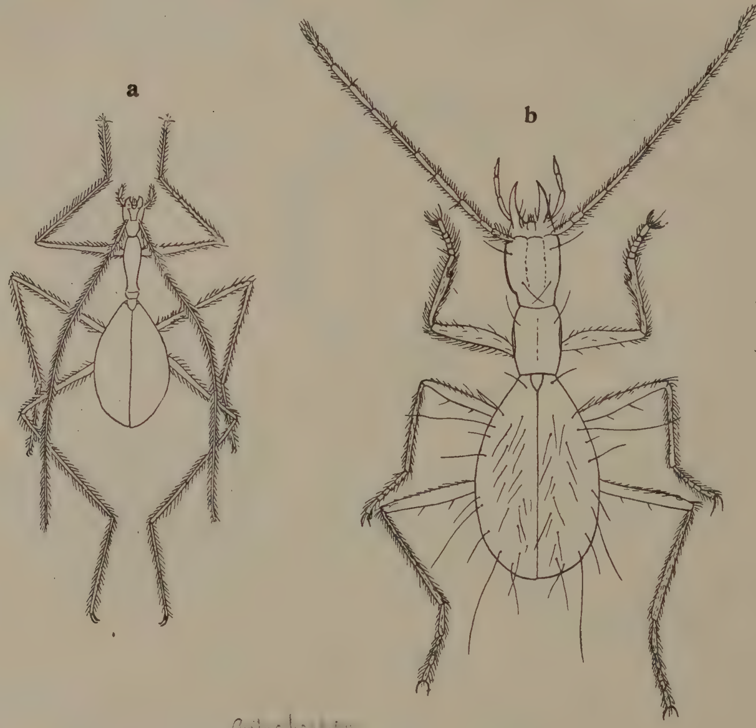


Abb. 135. Höhlenkäfer. a *Anthroerpon apfelbecki*, b *Scotoplanetes arenstorffianus*, beide aus Höhlen der Hercegowina. Nach K. Absolon.

an den Antennengliedern je zwei hyaline Kolben anstatt eines beim Bachflohkrebs. Die Beobachtung zeigt, daß Höhlentiere ausgelegte Köder (Fleisch) sehr schnell finden. Überhaupt bewegen sie sich mit einer solchen Sicherheit, als ob sie sehend wären. Die Springschwänze z. B. bemerken rechtzeitig den Angriff von Acariden, obwohl sie blind sind, und entfliehen mit einem Sprunge[29]).

Von Wichtigkeit für die unterirdisch lebenden Lufttiere ist die beständige Feuchtigkeit der Luft an ihren Wohnplätzen, die jede Gefahr des Vertrocknens ausschaltet. Daher kann z. B. die Haut bei den Insekten und ihren Larven viel dünner und zarter sein als bei ihren oberirdischen Verwandten, wie das H. Schmitz[30]) für die Fliegen-

larve von *Polylepta leptogaster* betont. Die Schnecken der Höhlen haben dünne Gehäuse wie in feuchten Gebieten. Der Höhlenmolch *Spelerpes fuscus* Südeuropas kann in der feuchten Luft der Grotten und Spalten auch im Sommer gut leben, während sich seine Artgenossen außerhalb der Höhlen dann Schlupfwinkel im Boden suchen müssen. *Typhlotriton spelaeus*, ein eucavaler Molch Nordamerikas, kann in seiner Höhle ebenso außerhalb des Wassers wie im Wasser leben[31]). Kleine Tropftümpel in Höhlen können mit Flohkrebsen (Amphipoden) bevölkert sein; daraus kann man schließen, daß diese Wassertiere das Wasser verlassen und von Tümpel zu Tümpel wandern können ohne Gefahr des Vertrocknens. Ganz besonders scheint mir aber die Ausbildung einer eigenartigen Höhlentierform mit dieser ständigen Luftfeuchtigkeit in Zusammenhang zu stehen: Absolon erbeutete in der „Golubinka"-Höhle bei Split (Zentraldalmatien) einen luftlebenden Strudelwurm, *Geopaludicola*, dessen Bau von dem aller übrigen Landtrikladen abweicht und sich dem der wasserbewohnenden Trikladen (Limicolen) anschließt[32]). Wahrscheinlich ist diese Lebensweise außerhalb des Wassers erst hier in der Höhle entstanden, indem ein Wasserstrudelwurm ohne Gefahr des Vertrocknens den Übergang zum Luftleben ausführen konnte. — Dagegen sind in Algier vollkommen trockene Höhlen ganz ohne Tiere, während die genügend feuchten gut bevölkert sind[33]).

Durch ihre gleichmäßige Temperatur, die etwa der mittleren Jahrestemperatur gleichkommt (in den Karsthöhen 8—9°, in der mexikanischen Höhle Cacahuamilpa 20°), sind die Höhlen für stenotherme Tiere ein zusagender Aufenthalt. Die Untersuchung zeigt, daß manche Höhlenbewohner gegen Temperaturerhöhung empfindlich sind. Der Strudelwurm *Dendrocoelum cavaticum* zerfließt, wenn man ihn an einem warmen Tage in einem Wassergefäß lebend zu transportieren versucht[34]), und bei Virés Versuchen starben in einem erwärmten Becken die *Niphargus* bei 20°, während die oberirdischen *Gammarus* eine weitere Erwärmung um 10° aushielten[35]). Die Gleichmäßigkeit der Temperatur das ganze Jahr hindurch hat aber auch eine ähnliche Folge wie z. B. im tropischen Regenwald: das Aufhören der Periodizität in der Fortpflanzung bei vielen Tieren. Zwar wird für manche eine bestimmte Reifezeit angegeben: *Lartetia* laicht im Februar, die Begattung von *Cambarus pellucidus* findet im Herbst statt. Aber für die Höhlenkäfer berichtet Schaufuß[36]), daß man zu allen Jahreszeiten alle Altersstufen der Art nebeneinander findet; dasselbe ist für die Fliege *Polylepta leptogaster* (Mycetophilide) von Schmitz nachgewiesen. Von den cubanischen Höhlenfischen *Lucifuga* und *Stygicola* trifft man wahrscheinlich das ganze Jahr hindurch trächtige Weibchen[37]), und für den ebenfalls lebendiggebärenden *Amblyopsis* der Mammuthöhle gilt das gleiche[37]).

Das Fehlen stärkerer Luftbewegung in den Höhlen scheint für die Ausbildung des eigenartigen Tierlebens in ihnen von wesentlicher Bedeutung zu sein, weil durch Luftströmungen das Austrocknen befördert und die Gleichmäßigkeit der Temperatur gestört wird. Jeden-

falls zeigt die Erfahrung, daß in Höhlen, wo sich ein Luftzug bemerkbar macht, die echten Höhlentiere fehlen, so am Ende der Johannisgrotte in Adelsberg und in gewissen Teilen der Lueger Höhle[38]).

Von großer Wichtigkeit für das Verständnis der unterirdischen Tierwelt in ihren Besonderheiten ist der Einfluß, den die Isolierung dieser zahlreichen, verhältnismäßig kleinen Lebensräume auf die Umbildung ihrer tierischen Bewohner ausgeübt hat. Mehr noch als bei den Inseln sind hier kleinste Bezirke voneinander getrennt. Wenn auch innerhalb der Höhlengebiete eines Kalkgebirges, wie des Jura oder des Karstes, mehr Verbindungen durch Spalten, Ritzen und Klüfte zwischen den einzelnen geräumigen Grotten und Hallen vorhanden sind, als wir erkennen können, so sind doch größere Gruppen solcher Hohlräume gegeneinander gesondert und stellen selbständige Lebensräume dar. So ist es wohl zu erklären, daß sich solche Gruppen faunistisch voneinander unterscheiden. Absolon stellt auf Grund seiner umfangreichen Forschungen einen auffälligen Unterschied zwischen der Tierwelt der Höhlen des Karstes einerseits und Mährens andererseits fest. Die mährischen Höhlen, die einen geographisch isolierten Komplex bilden, besitzen auch eine Fauna von eigenartigem Gepräge, in der Springschwänze und Milben derart vorwiegen, daß sie zusammen mehr als $^4/_5$ aller Tierarten bilden, während sie in anderen Höhlen unverhältnismäßig wenig vertreten sind; dagegen zeichnen sich die Höhlen des Karstes durch Blindkäfer, Pseudoskorpione und den Olm (*Proteus*) aus. Die Schnecken in den Höhlen Krains, Istriens und Kroatiens sind vorwiegend Basommatophoren (*Zospeum*) und Prosobranchier (Hydrobiiden, Valvatiden); dagegen sind die Höhlenschnecken aus Süddalmatien und der Hercegowina der Mehrzahl nach Stylommatophoren, während Zospeiden, die dort häufig sind, hier zu fehlen scheinen[39]). Für die unterirdische Tierwelt der schwäbischen Alb im Gegensatz zum fränkischen Jura ist das reichliche Vorkommen der Gattung *Lartetia* kennzeichnend.

Wenn trotzdem eine gewisse Ähnlichkeit auch zwischen weit voneinander entfernten Höhlenfaunen vorhanden ist, so erklärt sich das ja leicht dadurch, daß nur eine beschränkte Zahl von Tiergruppen imstande ist, sich dem Dunkelleben anzupassen, und daß diese unter den so überaus ähnlichen Bedingungen auch ähnliche Umbildungen erfahren. Die Zusammensetzung der Tierwelt in der Adelsberger Grotte (Karst) und in der Mammuthöhle (Kentucky) zeigt gemeinsame Züge, wie Vorwiegen der Arthropoden, besonders gewisser Insekten und Spinnentiere, Vorkommen von *Carychium*-artigen Schneckchen (*Zospeum*) u. dgl. Auch im einzelnen hat sich die unterirdische Käferfauna in Krain, Frankreich und Nordamerika in konvergenter Weise entwickelt und durch gleichartige Umbildung (Kleinheit der Tiere, Schwund der Augen, Verlängerung der Beine und Fühler) ein ähnliches Aussehen bekommen.

Auf die häufige Entstehung endemischer Arten in Höhlen infolge der Isolierung wurde schon hingewiesen (S. 92 f.). Eine Folge solch isolierter Umbildung, so zahlreicher Entstehungsmittelpunkte ist die

Seltenheit und das beschränkte Vorkommen vieler Höhlentiere, das nicht blos auf Rechnung der noch ungenügenden Erforschung der unterirdischen Tierwelt gesetzt werden darf. Es sei nur an den Strudelwurm *Geopaludicola*, an die Flohkrebse *Stygodytes* und *Antroplotes*, an die cubanischen Höhlenfische *Lucifuga* und *Stygicola* und an den Salamander *Typhlomolge rathbuni* aus den unterirdischen Flüssen von San Marcos, Texas erinnert, die alle bisher nur von einem einzigen Fundort bekannt sind.

Die Isolation der unterirdischen Räume im Verein mit der Auslese, die durch die Lebensbedingungen geübt wird, hat eine weitgehende Ausschaltung der dort lebenden Tiere aus dem Daseinskampf gegen lebende Konkurrenten zur Folge. Schnecken sind hier vor Nachstellungen sicher; Käfer haben außer Spinnen und Milben keine Verfolger; Flohkrebse haben nur dort Feinde, wo Fische und Schwanzlurche im gleichen Gewässer vorkommen, und erreichen daher nicht selten eine bedeutende Größe. So finden sich denn in den Höhlen neben Arten, deren nächste Verwandtschaft oberirdisch in der Nachbarschaft vorkommt, auch viele andere, deren Verwandtschaft dort oder gar überhaupt in oberirdischen Lebensräumen ausgestorben ist. Die unterirdischen Räume sind geradezu Erhaltungsstellen geworden, manche ihrer Bewohner sind Relikte. Solche Relikte sind z. B. die Schnecken *Meledella werneri*, *Pholeoteras euthrix*, *Phygas colasi* und *Spelaeoconcha* in den süddalmatinischen Höhlen und die *Lartetia*-Arten in der schwäbischen Alb. In Mitteleuropa sind in Höhlen und Brunnen zwei Angehörige der primitiven Krebsgattung *Bathynella* gefunden worden, *B. natans* in Prag und Basel in Brunnen, *B. chappuisi* in der Grotte de Ver bei Neuenburg (Schweiz); sie gehören zu der paläozoischen Krebsgruppe Syncarida, von der nur noch in Australien und Tasmanien, der „Heimat lebender Fossilien", Angehörige in oberirdischen Gewässern vorkommen[40]. Auch der berühmte Olm der Grotten von Kärnthen und Krain ist ein solches Relikt. — Eine andere Gruppe von Relikten bilden jene, die nur im Meere noch Verwandte besitzen, aber nicht im Süßwasser oder auf dem Lande. Dahin gehört der kleine (0,5 mm lange) polychaete Annelide *Troglochaetus beranecki*, der ebenfalls aus der Grotte de Ver bei Neuenburg stammt, oder die Höhlenasseln *Cirolanides* und *Cirolana cubensis* (Cuba) aus der Familie Cirolanidae, und *Cruregens* (Neu-Seeland) aus der Familie Anthuridae[41]. — Andere Höhlentiere sind von manchen Forschern als Eiszeitrelikte aufgefaßt worden, so von Absolon die Springschwänze *Onychiurus sibiricus* und *Pseudosinella alba*, die außer in mährischen Höhlen noch im Hochnorden gefunden werden. Von der Schneckengattung *Lartetia* nimmt Geyer an, daß sie sich aus der Zeit vor der Eiszeit in den unterirdischen Gewässern erhalten habe, während ihre oberirdischen Artgenossen der Kälte zum Opfer fielen.

Literatur.

1) O. Hamann, Europäische Höhlenfauna. Jena 1896. *Kobelt, Verbreitung der Tierwelt, S. 543—552. E. G. Racovitza, Arch. Zool.

exp. (4) 6, S. 371—488. Aufsatzreihe „Biospeologica“ Arch. Zool. exp. (4) 6 und folgende. E. Graeter, Int. Rev. Hydrob. 2, S. 457—479. — 2) A. Thienemann, Arch. Hydrobiol. 4, S. 17—35. — 3) D. Geyer, ZJb. Syst. 26, S. 611—640. — 4) P. Steinmann u. E. Graeter, Z. Anz. 31, S. 841 bis 851. — 5) K. Absolon, Z. Anz. 23, S. 59. — 6) K. Lampert, Blätter Schwäb. Albvereins 1908, Sep. S. 7. K. Absolon, Z. Anz. 22, S. 316. — 7) K. Absolon, Zeitschr. Mähr. Landesmuseums 14, S. 4 und Coleopt. Rundschau 2, S. 104. — 8) K. Absolon, Z. Anz. 23, S. 191. — 9) Arch. Hydrobiol. 12, S. 822—828. — 10) Z. Anz. 23, S. 6 u. S. 194 f. — 11) A. Wagner, S.B. Ak. Wiss. Wien, m.-naturw. Cl. 123[1], S. 33—48. — 12) K. Absolon, Coleopt. Rundschau 2, S. 104. — 13) Stück aus Sebastiansweiler in der Zoolog. Sammlung in Tübingen. — 14) R. E. Call, Am. Naturalist, Mai 1897. — 15) vgl. [10]), S. 194 f. — 16) C. H. Eigenmann, Biol. Lectures from Woods Holl 1899, S. 121 ff. — 17) J. Komarek, Arch. Hydrob. 12, S. 822—828. — 18) Z. Anz. 23, S. 4. — 19) *Kobelt, Verbreitung d. Tw., S. 544. — 20) Xambeu nach B. Schroeder, Handb. der Entomol. 1. Jena 1913, S. 216. — 21) C. H. Eigenmann, Arch. Entw.-Mech. 8, S. 545—617. — 22) P. Kammerer, A. f. Entw.-Mech. 33, S. 425 ff. — 23) D. Bilimek, Verh. zool. bot. Ver. Wien 17, S. 901 bis 908. — 24) Racovitza, vgl. oben [1]), S. 422. — 25) Graeter, Intern. Rev. Hydrob. 2, S. 470. — 26) W. A. Nagel, Geruchs- u. Geschmacksinn, Stuttgart 1894, S. 141. — 27) E. Graeter, Int. Rev. Hydrob. 2, S. 475. — 28) Z. Anz. 31, S. 188. — 29) K. Absolon, Z. Anz. 23, S. 194 f. — 30) Natuurh. Genootsch. Limburg. Jaarboek 1912. — 31) C. H. Eigenmann, Trans. Amer. Micr. Soc. 21, S. 49 f. — 32) J. Komarek, Arch. Hydrob. 12, S. 828. — 33) E. G. Racovitza, Arch. Zool. exp. (4) 6, S. 458. — 34) S. Fries, Jh. Ver. V. Natk. Württ. 30, S. 119 ff. — 35) E. Graeter, Int. Rev. Hydrob. 2, S. 466. — 36) *Calwers Käferbuch, 6. Aufl., S. 17. — 37) C. H. Eigenmann, Proc. 7. Int. Zool. Congr. Boston, S. 697 f. und Biol. Lect. Woods Hole 1899, S. 118. — 38) O. Hamann, vgl. oben [1]), S. 5. — 39) A. Wagner, S.B. Ak. Wien m.-naturw. Cl. 123[1], S. 33—48. — 40) Th. Delachaux, Bull. Soc. neuchât. sc. nat. 44, S. 237—258 u. 45. — 41) W. T. Calman, Ann. Mag. Nat. Hist. (7) 14, S. 217.

XXVIII. Die Tierwelt der Kulturlandschaft.

Der Kulturmensch greift in die Gestaltung seines Lebensraumes verändernd ein und formt ihn nach seinen Bedürfnissen und Wünschen um. Er vernichtet dabei mancherlei Lebensstätten und setzt andere an ihre Stelle, zum Teil solche, die sich ohne sein Zutun nirgends bilden würden und sich ohne sein beständiges Eingreifen nicht erhalten könnten. Gleichzeitig verändert er durch seine Maßnahmen die Lebensgemeinschaften, er verdrängt einzelne Glieder und setzt andere hinein; er baut Kulturpflanzen an, hält Haustiere, vernichtet Pflanzen und Tiere, die seinen Pfleglingen oder ihm selbst schädlich werden, und schafft Anziehungen für andere Tiere, die in seiner Nähe günstige Lebensbedingungen finden. Aus dieser ab- und aufbauenden, vernichtenden und neuschaffenden Tätigkeit des Menschen erwächst die Kulturlandschaft mit ihren eigenartigen Biocönosen.

Der erste Schritt besteht darin, daß der Mensch Raum schafft für Siedlungen, besonders für den Anbau von Getreide. Im Waldland muß er dazu Rodungen anlegen. In Europa und Nordamerika haben sich diese Wandlungen längst vollzogen; in Europa war das 7.—13. Jahrhundert, in Nordamerika das 18. und 19. Jahrhundert die Zeit der Rodungen. Wenn dann weiterer Mangel an Getreideboden eintritt, beginnt die Trockenlegung von Sümpfen, Brüchern und Mooren. Das so gewonnene freie Land wird in Ackerboden verwandelt, durch Lockerung und Düngung fruchtbarer gemacht, mit Getreide, Kartoffeln, Hülsenfrüchten und anderen Nutzpflanzen gleichmäßig bebaut. Durch das Umpflügen des Bodens und die sorgfältige Reinigung der Aussaat wird die Ansiedlung anderer Pflanzen, die als „Unkräuter" den Nutzpflanzen die Nahrung streitig machen, mehr und mehr verhindert; es kommt zu völlig einheitlichen, gleichmäßig bewachsenen Feldern. Dadurch daß diese zu bestimmter Zeit völlig abgeerntet werden, sagen sie vielen Tieren als Aufenthaltsort nicht zu. Die Grasländer werden durch mehrmaliges Abmähen im Laufe des Jahres und durch gründliche Düngung in der Zusammensetzung ihrer Pflanzen beeinflußt und zu Kunstwiesen umgestaltet. Mehr und mehr fallen damit eigenartige Biotope der fortschreitenden Kultur zum Opfer. Zusammenhängender Wald erhält sich nur auf Boden, der für den Getreidebau ungeeignet ist, sei es daß er unfruchtbar ist wie Sandstein, sei es daß er steil abfällt wie die Gebirgshänge.

Aber auch die Beschaffenheit des Waldes wird vom Menschen verändert[1]). Der Wald ist ein Wirtschaftsobjekt, das einen möglichst hohen Ertrag geben soll. Um die Pflege und Verwertung des Waldes zu erleichtern, wird dieser mit Wegen und Schneisen durchzogen. Kranke Stämme werden entfernt, die Verjüngung geregelt und dabei die Holzarten nach dem Bedüfnis des Menschen ausgewählt: der Wald wird zum Forst. Aus wirtschaftlichen Rücksichten werden diese Forsten oft nur aus einer Holzart zusammengesetzt; an Stelle des ursprünglichen Mischwaldes treten gleichartige Bestände. Schon seit Jahrhunderten haben mancherlei Verhältnisse dahin zusammengewirkt, das Laubholz gegenüber dem Nadelholz in den Forsten zurückzudrängen; vor allem aber hat seit der Mitte des vorigen Jahrhunderts die Fichte erhebliche Fortschritte gemacht, und noch in den Jahren 1883—1900 ist in Deutschland der Anbau von Nadelholz von 65,5 auf 67,5% der Waldfläche gestiegen. Die Holzernte geschieht vielfach zur Vereinfachung und Verbilligung des Betriebes in der Weise, daß bestimmte Parzellen völlig abgetrieben und neu aufgeforstet werden. Die Folge solcher Kahlschlagwirtschaft sind dann nicht blos gleichartige, sondern auch gleichalte Bestände, und nebeneinander stehen Parzellen ganz verschiedener Altersstufen.

In der Nähe seiner Wohnungen schafft der Mensch in Gärten und Obstsiedlungen, Anlagen und Parks ein buntbewegtes, aus vielerlei Pflanzen zusammengesetztes, durch Wechsel von Wiese, Buschwerk und Baumgruppen belebtes, abwechslungsreiches Landschaftsbild, das, ganz im Gegensatz zur sonstigen Eintönigkeit der Kulturlandschaft in

Feld, Wiese und Forst, eine Fülle verschiedener Lebensgelegenheiten bietet.

Um die Überschwemmungsgefahr zu mindern und das fruchtbare Land der Flußtäler ausnutzen zu können, werden die Flußläufe „korrigiert", ihr Lauf gerade gelegt, ihre Ufer durch Buhnen gesichert oder durch Steinpflasterung befestigt. Stille, pflanzenbewachsene Buchten und Altwässer verschwinden dabei und mit ihnen die Laich- und Futterplätze vieler Fische und die Nistplätze der Wasser- und Ufervögel. Zur Ausnutzung der Wasserkräfte für Fabrikanlagen werden Wehre angelegt und damit für aufsteigende Fische der Weg versperrt. Die Abwässer der Fabriken verschmutzen das Flußwasser und machen es vielen Tieren unangenehm, ja giftig. Auf größeren Flüssen verursacht der Dampferverkehr eine beständige Beunruhigung; er verlangt zugleich Offenhaltung der Fahrrinne durch Ausbaggern des Kieses und Schlammes, der sich am Boden anhäuft, wodurch zahllose Muscheln Würmer, Insektenlarven vernichtet werden und Fische ihres Aufenthalts und ihrer Nahrungsquelle beraubt werden.

Auf diese mannigfaltigen Veränderungen des Lebensraums reagiert die Tierwelt in verschiedener Weise. Manchen Tieren werden dabei ihre notwendigsten Lebensbedingungen genommen; ihre Wohnplätze und Schlupfwinkel verschwinden, ihre Nahrung wird geschmälert oder ganz vernichtet, ihre Bewegungsfreiheit gehemmt. Solche müssen in der Kulturlandschaft zugrunde gehen und können sich nur fern von der menschlichen Kultur halten, wo die ihnen genehmen Lebensbedingungen noch herrschen. Sie sind Kulturflüchter; Beispiele sind Sumpfvögel wie der Kranich, Höhlenbrüter wie die Blaurake. Andere wiederum finden gerade in der Nähe des Menschen Bedingungen, die ihnen zusagen; sie folgen ihm, teilen seine Wohnungen, leben von den Abfällen seiner Wirtschaft, siedeln sich in den von ihm geschaffenen Biotopen an. Sie sind Kulturfolger; dahin gehören Stubenfliege, Küchenschabe und Bettwanze, Sperling und Hausmaus, Haubenlerche und Hamster. Sie stehen zum Menschen in verschiedenem Verhältnis, folgen ihm als Wohngenossen, Kostgänger und Schmarotzer (Paröken, Kommensalen, Parasiten).

Ein Zug, der großen Teilen der Kulturlandschaft eigen ist, besteht in der Eintönigkeit des Pflanzenkleides auf weite Strecken. So ist es vor allem bei den Feldern, mögen sie nun mit Getreide, Rüben, Kartoffeln, mit Zuckerrohr, Reis, Baumwolle oder Tabak bestanden sein; so ist es auch mit den Kunstwiesen, wenn auch nicht ganz so ausgesprochen; so ist es mit vielen Forsten, soweit sie nur Laub, oder nur Nadelholz, oder gar nur eine Baumart enthalten, vollends wenn durch Kahlschlagbetrieb auch noch die Gleichaltrigkeit der Stämme bewirkt wird. Diese Eintönigkeit des Bewuchses hat eine Eintönigkeit auch in der tierischen Bewohnerschaft zur Folge. Zwar hat jede Pflanzenart eine ganze Anzahl von Kostgängern aus der Tierwelt, und diese ziehen wieder andere heran; für das Zuckerrohr z. B. werden mehr als 100 Arten von Schädlingen aufgezählt. Immerhin ist in solchen Biotopen die Artenzahl der Bewohner viel geringer als dort,

wo mannigfaltigeren Ansprüchen Rechnung getragen wird. Dafür ist in solchen eintönigen Kulturlandschaften das Massenauftreten irgendeiner Tierart eine sehr häufige Erscheinung. Denn die Nahrung ist in überreichem Maße vorhanden; die Nachkommenschaft findet an Ort und Stelle, was sie braucht. Wenn dann die Witterungsverhältnisse förderlich sind und das Sterben innerhalb der Art gering ist, kommt es zu solch schrecklichen Plagen, die für die Wirtschaft des Menschen verderblich sind, wie die Vermehrung der Reblaus in Südfrankreich, die des Koloradokäfers (*Leptinotarsa decemlineata*) auf den Kartoffeläckern, der Wanze *Blissus leucopterus* in den Getreidefeldern der Vereinigten Staaten, der Nonne (*Lymantria monacha*) in unseren Fichtenwäldern, des Kiefernspinners (*Dendrolimus pini*) und Kiefernspanners (*Bupalus piniarius*) in unseren Kiefernrevieren, der Borkenkäfer, der Feldmäuse und vieler anderer. So geht in diesen eintönigen Biotopen geringe Artenzahl mit großer Stückzahl Hand in Hand, wie so oft im Pejus.

Dazu kommen die tätlichen Eingriffe des Menschen in die Biocönosen durch planmäßige Vernichtung von Tieren, die ihm selbst, seinen Kulturpflanzen und Haustieren gefährlich oder schädlich sind, oder die ihm Fleisch für seine Ernährung liefern sollen. Am meisten sind die großen Wirbeltiere der Vernichtung ausgesetzt; sie sind am leichtesten aufzuspüren, und ihre Vernichtung ist für den Menschen vom größten Belang. Sie schwinden daher mehr und mehr in den Kulturländern. Das Flußpferd und das Krokodil kamen in früheren Zeiten im Nil bis zu seiner Mündung vor und sind seit langem weit jenseits der Fälle von Assuan zurückgedrängt. Raubtiere wie Bär, Wolf, Luchs, Wildkatze sind in Mitteleuropa entweder ganz verschwunden oder doch zur Seltenheit geworden; selbst der Fuchs ist in seinem Bestand gemindert. Aus dem Kapland und den afrikanischen Küstenländern des Mittelmeeres ist der Löwe verdrängt. Lämmergeier (*Gypaëtus*) wurden in der Schweiz in den Jahren 1800—1887 nur 85 Stück beobachtet; die Zahl der Steinadler in der Schweiz wurde 1914 auf nur 300 Stück geschätzt. Auch der Uhu geht seiner Ausrottung entgegen, und der Fischreiher ist vielerorts selten geworden. Nicht minder sind die großen Pflanzenfresser gefährdet, die vom Menschen zum Schutz seiner Felder und für seine Küche abgeschossen werden. Von Huftieren kamen in der Schweiz im Pleistocän 16 Arten, in der Pfahlbauzeit 9, in der Gegenwart 5 Arten vor[2]). Wildpferd und Ur sind ganz ausgerottet; vom Wisent (*Bison bonasus*) gab es vor kurzem noch geringe Reste; der Elch (*Alce*) ist auf enge Schongebiete beschränkt; Hirsch, Reh und Wildschwein wären im Kulturland längst vernichtet, wenn sie der Mensch nicht für sein Jagdvergnügen hegte. In Nordamerika sind die ehemals ungeheuren Herden des Bison (*B. bison*) verschwunden, im Kapland hält sich der Elefant nur noch unter dem Schutze der Regierung in kleinen Resten in der Knysna-Wildnis östlich von der Mosselbai und im Addowalde am Unterlaufe des Sonntagsflusses. Viele Antilopenarten, die früher im Kapland zahlreich waren, fehlen jetzt ganz.

Dagegen erfahren viele kleinere Tiere Förderung durch die neuen Formationen der Kulturlandschaft. Die Kulturfolger gelangen hier zu einer Blüte, die sie vorher nie gehabt haben. Der Mensch ist eben nicht einfach Naturverwüster und Tierfeind; in seinem Gefolge stehen eine Menge von Tieren, die sich gedeihlich entwickeln. Sie finden in seiner Nähe Nahrung, Wohnung und Milderung der Winterkälte; sie finden Schutz vor dem Raubzeug, das er seiner Haustiere wegen verfolgt. In vielen Richtungen wird ihnen der Kampf ums Dasein erleichtert. Zu den Blüten in unseren Gärten und Obstplantagen kommen emsige Hymenopteren; zu den Beerfrüchten der Ziersträucher in Anlagen und Parks kommen zahlreiche Vögel; der Getreidebau liefert einer Fülle von Vögeln Nahrung und Nistgelegenheit. v. Middendorf[3]) berichtet aus Sibirien: „Es ist auffallend, daß immer in der Nähe menschlicher Wohnungen, bebauter Örtlichkeiten und an den Grenzen der Waldungen die Gegend von zahlreichen Tieren belebt wird. Statt vor dem Menschen sich zurückzuziehen, scheint in den Urgegenden die Tierwelt sich um den Menschen zu sammeln.“ Auch in den Tropen zeichnet sich die Nähe menschlicher Niederlassungen durch reicheres Vogelleben aus, wie das z. B. die Vettern Sarasin[4]) aus Zentral-Celebes schildern. Der Sammler allerdings, der Vielerlei mehr sucht als Viel, kommt hier meist nicht auf seine Rechnung; Pflanzungen und Reisfelder sind überall in den Tropen für den Entomologen unergiebig[5]).

Die Formen, die das Gelände unter der Hand des Menschen angenommen hat, sind uralten natürlichen Geländeformen mehr oder weniger ähnlich und haben auch in ihrer Tierwelt Beziehungen zu ihnen[6]). So ist das Ackerland mit der Steppe vergleichbar und wird daher geradezu als Kultursteppe bezeichnet; der Forst ist naturgemäß ein Kulturwald. Die Gärten, Anlagen und Parks erinnern mit ihrem Wechsel von Wiesenland, Gebüschhorsten und Baumgruppen an die Buschsteppe und bergen wie diese ein mannigfaltiges Leben, besonders an Vögeln. Und schließlich bilden für manche Tiere, hauptsächlich wieder für Vögel, die Häuser und andere Steinbauten der Menschen einen Ersatz für ihre Felsenheimat: die Kulturfelsen.

Den größten Raum nimmt die Kultursteppe ein. Es waren nur spärliche Strecken von Grasland, auf denen in Mitteleuropa die Ansiedlungen der Steinzeit standen. Der weitaus überwiegende Teil des Gebietes, das heute durch Ackerland eingenommen wird, war früher durch Wald bedeckt und ist durch Rodungen gewonnen. Steppentiere, die als Überbleibsel aus der der Waldzeit vorausgehenden Steppenzeit noch hier und da saßen, breiteten sich auf dies neue Gebiet aus und fanden dort ihr Gedeihen. Eine große Rolle spielen dabei die Kostgänger von Grasarten, die sich jetzt an die Getreidepflanzen hielten und damit zu „Schädlingen“ der menschlichen Wirtschaft wurden. Von Insekten seien die Erdeulen *Agrotis* (z. B. *A. segetum*), *Hadena* u. a. genannt, die in allen Erdgegenden auf Getreidefeldern leben; in Nordamerika hat die Blattlaus *Toxoptera graminum* von Zeit zu Zeit (1890, 1901, 1907) durch Massenvermehrung großen Schaden am Ge-

treide angerichtet, und die Wanze *Blissus leucopterus* (chinch bug) saugt an den Halmen von Weizen, Mais u. a. Grasarten.

Von Vögeln hat sich eine größere Anzahl in der Kultursteppe heimisch gemacht[6]). Manche davon sind unmittelbar an das Getreide gebunden; andere finden Schutz und Wohnung in den dichten Beständen der Ackerfelder und Wiesen, nähren sich aber teils von Insekten, teils von feinen Sämereien. Ein Folger des Getreidebaus ist der Sperling (*Passer domesticus* und *P. montanus*); er fehlt bei reiner Viehwirtschaft (z. B. im Dorfe Kniebis auf dem Schwarzwald), findet sich aber auch überall in den Städten, wo er aus dem Pferdedung Reste von Körnern aufsucht. Vor dem Eindringen der Russen in Sibirien gab es dort keine Sperlinge[7]); sie folgen den Ansiedlungen schneller oder langsamer, entsprechend den Entfernungen und der Isolierung durch Wald oder Gebirge. In Java, wo der Sperling eingeführt ist, hält er sich nur bei den europäischen Wohnungen auf; wo kein Europäer wohnt, gibt es dort keine Spatzen[8]). — Weniger abhängig vom Getreidebau sind die Ammern; sie finden sich auch im reinen Wiesenland, werden aber sicher durch Getreidebau gefördert. Die Grauammer (*Emberiza calandra*) folgt den Landstraßen; die Goldammer (*E. citrinella*) verlangt Bäume und Gebüsch, ist aber an geeigneten Stellen in der Kultursteppe häufig. Von der Feldlerche (*Alauda arvensis* ist durch Skelettfunde bekannt, daß sie schon früher in Deutschland lebte; aber ihre außerordentliche Häufigkeit ist sicher durch den Ackerbau bedingt; in Java lebt ähnlich auf der Kultursteppe *Mirafra javanica*[9]). Die Haubenlerche (*Galerida cristata*), einen echten Steppenvogel, bezeichnet Schnurre[6]) (S. 29) als Bewohnerin der „Ruderalstellen“: Landstraßen, Eisenbahngelände, Exerzierplätze, Schuttabladestellen, Schrebergärten. Sie ist erst neuerdings von Osten her in Deutschland eingewandert; zuerst war sie ein seltener, dann ein häufiger Wintervogel, schließlich Stand- und Brutvogel. 1814 brütete sie erstmals bei Nürnberg, 1850 bei Ansbach; 1854 erschien sie als seltener Gast bei Augsburg, wo sie erst 1873 brütete; seit 1881 brütet sie bei Stuttgart[10]). Ihre Nahrung sucht sie großenteils aus dem Pferdedünger. — Im dichten Bewuchs der Ackerländer und Kunstwiesen finden Rebhuhn, Wachtel und Wiesenknarrer (*Oedicnemus crepitans*) reichlich Gelegenheit, sich zu verstecken und ihr Nest anzulegen. Die zusagende Nistgelegenheit ist es auch, die neuerdings häufig einen Rohrsänger, *Acrocephalus palustris*, aus dem Röhricht in die Getreide- und Erbsenfelder zieht; damit ist der Grund zu einer wesentlichen Zunahme dieses Vogels gelegt.

Die Kultursteppe ist, wie die ursprüngliche Steppe, ein beliebter Wohnplatz für kleine und mittelgroße wühlende Nager. In Europa und Nordamerika bevölkern Arvicoliden die Äcker zahlreich, zuweilen bei Massenvermehrung in gewaltigen Mengen; bei uns ist es die Feldmaus (*Microtus arvalis*) und die größere Schärmaus (*M. terrestris*), für Nordamerika sind 57 Arten und Unterarten von *Microtus* beschrieben. Als echte Steppentiere kommen in Europa der Hamster (*Cricetus cricetus*) dazu, der sein Wohngebiet noch beständig nach Westen erweitert, und die

Ziesel (*Citellus*), die von Osten in Deutschland einzudringen beginnen. In Nordamerika bilden die *Geomys*-Arten (pocket-gopher) als Bewohner der Kultursteppe eine wesentliche Rolle. Diese Bevölkerung macht die Kultursteppe zu einem beliebten und ausgiebigen Jagdgebiet für den Bussard (*Buteo buteo*) und die Eulen, die fast ausschließlich von solchen Nagern leben. Auch der Feldhase (*Lepus europaeus*) ist stellenweise häufig in der Kultursteppe anzutreffen.

Der Kulturwald weicht infolge der veränderten Lebensbedingungen in seiner Tierbevölkerung vom Urwald wesentlich ab. Alte anbrüchige Bäume, in denen Höhlen vorhanden sind, werden entfernt und dadurch allerhand Höhlenbewohner benachteiligt: Hornissen und wilde Honigbienen fanden sonst hier Plätze für ihren Bau; die Höhlenbrüter unter den Waldvögeln, wie die Hohltaube (*Columba oenas*), Waldkauz (*Strix aluco*) und Waldohreule (*Asio otus*), Blaurake (*Coracias garrula*) und manche andere, werden vertrieben; auch dem Marder und Siebenschläfer (*Myoxus glis*) werden die Wohnstätten geraubt. Wege und Schneisen schaffen zahlreiche Unterbrechungen und Lücken, an denen Beerensträucher wie Traubenhollunder, Kornelkirsche, Faulbaum u. a. wachsen und vielerlei Getier herbeilocken, wie ja auch im Urwald die Ränder, Lichtungen und Bachläufe am reichsten bevölkert sind. Wesentlich bestimmend für die Bewohnerschaft ist die Auswahl der Bäume. Reine Bestände finden sich im Urwald fast nur im Gebirge und in subpolaren Gebieten. Im Kulturwald aber werden einzelne Holzarten, besonders Fichte und Kiefer, ohne Beimischung gepflanzt, weil sie den höchsten Reingewinn liefern, und obgleich sie in gemäßigten Breiten sehr gefährdet sind. So ausgedehnter Schaden, wie ihn Borkenkäfer oder Nonne in Fichtenwäldern, Kiefernspinner und -spanner in Kiefernforsten hervorrufen, sind dem Laubwald ganz fremd. Im kalten, insektenarmen Norden und in Gebirgsgegenden über 700 m Höhe sind solche Schädlinge ohne besondere Bedeutung, weil sich bei den ungünstigen Temperaturverhältnissen ihre Vermehrung in engen Grenzen hält. Bei uns aber bieten die reinen Bestände für solche Insekten die günstigsten Vermehrungsbedingungen, weil Nahrung in Hülle und Fülle vorhanden ist.

Reine Nadelholzforsten fördern auch das Gedeihen solcher Vögel, die vorwiegend auf Nadelholz angewiesen sind, wie die Kreuzschnäbel (*Loxia*), unter den Meisen Tannen- und Haubenmeise (*Parus ater, P. cristatus*), die Goldhähnchen (*Regulus*) und der Zeisig (*Acanthis spinus*). Oft bilden diese zusammen mit dem Finken (*Fringilla coelebs*) die einzigen Brutvögel; sobald aber nur einige Laubbäume eingestreut sind, steigt die Zahl der Arten [11]). Auch Auerhahn, Schwarzspecht, Ringeltaube und Waldohreule bevorzugen den Nadelholzwald. Das Hochwild (*Cervus elaphus*) findet in reinem Nadelwald nicht genügend Nahrung; wo es künstlich dort gehalten wird, beginnt es häufig, die Stämme zu schälen, d. h. Rindenlappen zur Äsung loszureißen, und richtet dadurch für die Waldnutzung großen Schaden an.

Die Gefahren, denen die reinen Bestände durch starke Vermehrung ihrer Kostgänger ausgesetzt sind, steigern sich noch dort, wo durch

Kahlschlag ganze Parzellen gleichzeitig abgetrieben und neu angepflanzt werden, wo zur Gleichartigkeit der Bäume deren Gleichaltrigkeit kommt. Der Kahlschlagbetrieb hat bei uns z. B. einem Käfer eine ganz gewaltige Vermehrung geschafft, dem großen braunen Rüsselkäfer (*Hylobius abietis*); er findet sich in Menge auf den Schlägen ein, um seine Eier an die stehengebliebenen Stöcke abzulegen; im Bast der großen Wurzeln entwickeln sich dann die Larven, verpuppen sich im nächsten Jahre, und die ausgeschlüpften Käfer benagen dann die inzwischen neu angepflanzten Nadelholzpflänzchen. Brutstätten und Nahrung sind diesem Tiere damit vermehrt und aufs bequemste zusammengelegt. Auch in den jungen Nadelholzkulturen gedeihen manche Insekten in üppigster Weise: Gespinnstblattwespen (*Lyda*), eine Anzahl Arten von Rüsselkäfern (z. B. *Pissodes*) und Bockkäfern, mancherlei Kleinschmetterlinge. Die hochkommenden dichten Fichtenschonungen bieten mit ihrem engen Zusammenschluß vielen Tieren wirksamen Schutz; besonders Vögel finden günstige Brutgelegenheit, und solchen Reichtum an Vögeln wie in den Fichtendickungen findet man sonst im Nadelholzwald nicht leicht. Im Frühjahr singt in ihnen ein vielstimmiger Chor: Amsel und Singdrossel (*Turdus merula, T. philomelos*), Heckenbraunelle (*Prunella modularis*), Zaunkönig (*Troglodytes*), Klappergrasmücke (*Sylvia curruca*) und Weidenlaubvogel (*Phylloscopus collybita*); oft brüten hier auch Fitis (*Ph. trochilus*), Goldammer (*Emb. citrinella*) und Turteltaube (*Streptopelia turtur*).

Tierreich sind auch die forstwirtschaftlich meist recht vernachlässigten Feldgehölze, bei denen, dank ihrer geringen Ausdehnung, der Waldrand eine verhältnismäßig bedeutende Länge hat und durch die Nachbarschaft der Äcker die Ernährungsbedingungen günstig beeinflußt werden. Sie erinnern darin an die in die Steppe eingestreuten Waldflecken (vgl. S. 440).

Während Kultursteppe und Kulturwald durch ihre Verarmung an Tierarten bei oft sehr großer Menge von Individuen auffallen, ist die Garten- und Parklandschaft, die die Städte und Dörfer durchsetzt und umgibt, reich an Arten, entsprechend der mannigfaltigen Pflanzenwelt und dem abwechslungsreichen Gesamtgepräge dieser Formation. Obst- Gemüse- und Blumengärten, Anlagen, Friedhöfe und Parks erinnern an Waldränder und Buschsteppe und sind, wie diese, reich bewohnt. Ja die Parklandschaft ist die vogelreichste Geländeform der gemäßigten Breiten. Auf dem Hamburger Zentralfriedhof brüten 40 Arten Vögel, im Garten des Poppelsdorfer Schlosses in Bonn 43 Arten auf engem Raum. Wo vollends in solchen Parks Bemühungen gemacht werden, den Vögeln reichlich passende Nistgelegenheit zu schaffen durch Anlage dichtschließender Hecken und Aushängen von Nistkästen, wo das Raubzeug (wildernde Hauskatzen) bekämpft und die störenden Sperlinge ferngehalten werden, da kann die Zahl der Vögel ganz außerordentlich zunehmen. Im Schloßpark des Frh. v. Berlepsch in Seeburg (Thüringen) brüteten im Jahre 1906 über 40 Vogelarten in zusammen mehr als 490 Paaren auf einem Gebiet von wenigen Hektar.

Die Pflege solcher Parks und Anlagen ist noch nicht alt; sie datiert erst etwa vom Beginn des 19. Jahrhunderts. Im Zusammenhang damit hat die Artenmenge und Stückzahl der Vögel um die menschlichen Wohnungen zugenommen. Nistgelegenheit, reichliche Nahrung auch im Winter, Schutz vor Raubzeug fördern diese Zunahme. Amseln, Buchfink und Rotkehlchen sind die häufigsten Kulturfolger in diesem Gebiet. Der Amsel folgt mehr und mehr die Singdrossel; jene ist seit Mitte des 19. Jahrhunderts, diese in den letzten 20 Jahren in den Parks und größeren Anlagen heimisch geworden[12]. Unter dem Einfluß der reichlichen Nahrung steigert sich auch die Vermehrung; die Gartenamsel macht 3—4 Bruten im Jahr gegenüber 2 der Waldamsel. Der Wetterschutz zwischen den Mauern der Städte, die Nahrungsmenge auch im Winter in Rinnsteinen, auf Straßen, auf Futterplätzen hat ein Verkümmern des Wandertriebs zur Folge, vor allem bei Amsel und Rotkehlchen, neuerdings auch bei der Singdrossel[13]. Auch der Star, der zu den Park- und Gartenbewohnern zählt, beginnt mehr und mehr in größeren Scharen zu überwintern[12].

Sehr bemerkenswert ist es, daß auch die Steinbauten des Menschen, Häuser, Burgen, Türme, Mauern, einer Anzahl von Tieren ständigen Unterschlupf gewähren. Diese Bewohner des Gemäuers sind in der Mehrzahl Vögel, und diese vorwiegend Felsennister; daher kann man jene Steinbauwerke geradezu Kulturfelsen nennen. Freilich die älteste unter diesen Kulturfolgern, die Stallschwalbe (*Hiundo rustica*) ist nicht an Steinhäuser gebunden; sie folgt der Viehzucht und der an sie geknüpften Insektenwelt; sie baut in Sibirien ihr Nest im Blockhaus des Ostjaken wie in der Jurte des Kirgisen und wählt bei uns die Ställe zum Nistplatz; über ihr Freinisten ist nichts bekannt. Wohl aber wird die Hausschwalbe (*Delichon urbica*) in Spanien noch häufig am Felsen brütend gefunden, und bis in die achtziger Jahre vorigen Jahrhunderts war an den Kreidefelsen von Stubbenkammer (Rügen) eine Kolonie dieser Vögel vorhanden[13]. Auch der Mauersegler (*Apus apus*) kommt kulturfern als Felsenbrüter vor; neuerdings folgt ihm vereinzelt hier und da in der Schweiz sein Verwandter, *Apus melba*, auf die Kulturfelsen. Auch der Hausrotschwanz (*Phoenicurus ochruros*) ist ein Felsbewohner. Ursprünglich nur an Steinbauten, haben manche dieser Arten sich an Schuppen und Holzdächer gewöhnt; der Mauersegler nistet zuweilen in Starenkästen. Zu den Bewohnern der Steinbauten zählt auch die Dohle (*Coloeus monedula*). Wo die Haustaube (*Columba livia domestica*) verwildert, nistet sie an Kulturfelsen (Kirchen, Schloßtürmen u. dgl.) wie ihre Stammform an echten Felsen. Den Mauerläufer (*Tichodroma muraria*) und die Steinmerle (*Monticola saxatilis*) hat man zuweilen in Ruinengemäuern nistend gefunden. Sekundär ist der Storch zum Kulturfelsbewohner geworden; ursprünglich Baumbrüter wie sein schwarzer Vetter, *Ciconia nigra*, hat er sich an den Menschen angeschlossen und dann, anstatt auf benachbarte Bäume, seinen Horst auf Scheunen- und Hausdächer gebaut.

Ständige Gäste in menschlichen Wohnungen sind ferner einige Höhlenbewohner. Auf Dachböden und in Taubenschlägen trifft man

den Schleierkauz (*Strix alba guttata*) und einige andere Eulen. Die Fledermäuse (*Vespertilio murinus*, *Vesperugo pipistrellus*, *Plecotus auritus*) nehmen an Stelle von Felsenhöhlen und Schächten oft Dachräume und selbst Keller menschlicher Wohnungen als Tag- und Winterquartier an. Der Steinmarder (*Mustela foina*) findet ebenfalls häufig auf Dachböden einen Schlupfwinkel und zehntet von dort aus die Geflügelställe.

Die ganze Tiergesellschaft schließlich, die im engsten Anschluß an den Haushalt des Menschen lebt, besteht aus Mitessern und Schmarotzern, die dort nicht nur Wohnung, sondern auch ihre ganze Nahrung finden, wie Silberfischchen (*Lepisma*), Küchenschabe (*Periplaneta*) und Hausgrille (*Acheta domestica*), Bettwanze (*Cimex lectularius*), Kleidermotte (*Tineola biselliella*) und Stubenfliege (*Musca domestica*), Hausmaus (*Mus musculus*) und Wanderratte (*Mus decumanus*). Sie sind an den Haushalt des Menschen gebunden; in Ruinen z. B. sind sie nicht zu finden. Sie sind dem Menschen über den Erdball gefolgt und zu Kosmopoliten geworden; wo der Mensch fehlt, fehlen auch sie.

Literatur.

1) H. Hausrath, Der deutsche Wald. 2. Aufl. Leipzig 1914. — **2)** *Göldi, Tw. d. Schweiz, S. 177. — **3)** *Sibirische Reise 4, S. 788. — **4)** *Celebes 2, S. 25, 58, 96, 254. — **5)** *A. R. Wallace, Malay. Arch. 2, S. 17. — **6)** *Schnurre, Vögel. — **7)** *v. Middendorf, Sibir. Reise 4, S. 896. — **8)** E. Fürst, Naturw. Wschr. 10, S. 558. — **9)** *Koningsberger, Java, S. 274. — **10)** K. Lampert, Jhefte V. Vaterl. Natkde. Württbg. 51, S. LXVII. — **11)** *Schnurre, Vögel, S. 56. — **12)** H. Schalow, Beitr. zur Vogelfauna der Mark Brandenburg. Berlin 1919, S. 415, 346. — **13)** *Schnurre, Vögel, S. 110 u. 111; S. 118.

Nachweis der Abkürzungen einiger Zeitschriftentitel.

A. f. Natg.: Archiv für Naturgeschichte. Berlin.
C. R.: Comptes rendus hebdomadaires des Séances de l'Académie des Sciences. Paris.
Int. Rev. Hydrob.: Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie und Hydrographie. Leipzig.
Natw. Wschr.: Naturwissenschaftliche Wochenschrift (Neue Folge). Jena.
Proc. Z. Soc.: Proceedings of the Zoological Society of London.
Z. Anz.: Zoologischer Anzeiger. Leipzig.
Zbl. Zool. Biol.: Zentralblatt für Zoologie, allgemeine und experimentelle Biologie. Leipzig.
Z. f. wiss. Zool.: Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie. Leipzig.
Z. Gtn.: Der zoologische Garten. Frankfurt (Main).
ZJb. (An., Phys., Syst.): Zoologische Jahrbücher. Abteilungen für Anatomie und Ontogenie, für allgemeine Zoologie und Physiologie, für Systematik, Geographie und Biologie der Tiere. Jena.

Nachweis der in den Literaturverzeichnissen abgekürzten Büchertitel.

Alcock, A., A Naturalist in Jndian Seas. Lond. 1902.
Andersson, Ch. J., Reisen in Südwestafrika bis zum See Ngami. 2 Bde. Leipz. 1858.
Apstein, C., Das Süßwasserplankton. Kiel und Leipzig 1896.
Baer, K. E. von, Reden gehalten in wissenschaftl. Versammlungen. 3 Bde. St. Petersburg 1864—1876.
Bates, H. W., The Naturalist on the River Amazonas. Lond. 1892.
Beebe, M. B. and C. W., Our Search for a Wilderness. Lond. 1910.
Belt, Th., The Naturalist in Nicaragua. Lond. 1888.
Bennett, G., Gatherings of a Naturalist in Australasia. Lond. 1860.
Besser, H., Natur- und Jagdstudien in Deutsch-Ostafrika. Stuttgart 1917.
Bibliotheca Zoologica, hg. von R. Leuckart und C. Chun. Stuttgart 1888 bis 1921. 27 Bde.
Blanford, W. T. and Bingham, C. T., The Fauna of British India, including Ceylon and Burma. 1. F. Day, Fishes, 2 vol. 1889. 2. G. Boulenger, Reptilia and Batrachia 1890. 3. E. W. Oates and W. T. Blanford, Birds 4 vol. 1889—1895. 4. W. T. Blanford, Mammals. 1888—1891.
Bollinger, G., Gastropodenfauna von Basel. Diss. Basel 1909.
Brass, Emil, Aus dem Reiche der Pelze. Berlin 1911.
Brehm, A. E., Tierleben. 4. Aufl. hg. von O. zur Strassen. Leipzig 1912—1918.
Brehm, A. E., Vom Nordpol zum Äquator. Vorträge. Stuttgt. 1890.
Bronn, H. G., Klassen und Ordnungen des Tierreichs. Leipzig 1859 bis 1922 u. f.
Bürger, O., Reisen eines Naturforschers im tropischen Südamerika. Leipzig 1900.
Bürger, O., Acht Lehr- und Wanderjahre in Chile. Leipzig 1909.

Calwers Käferbuch. 6. Aufl. hg. von C. Schaufuß. Stuttgart 1913.
Cambridge Natural History ed. by S. F. Harmer and A. E. Shipley 10 Bde. Lond. 1893—1909.
Chilton, Ch., The subantarctic Islands of New Zealand. 2 Bde. Wellington 1909.
Chun, C., Die Beziehungen zwischen dem arktischen und antarktischen Plankton. Stuttgart 1897.
Chun, C., Aus den Tiefen des Weltmeers. Jena 1900.
Dahl, F., Grundlagen einer ökologischen Tiergeographie. 2 Teile. Jena 1921 und 1923.
Darwin, Ch., Gesammelte Werke. Übers. von J. V. Carus. 16 Bde. Stuttgart 1875—1899.
Deutsch-Ost-Afrika. Wissenschaftl. Forschungsergebnisse über Land und Leute. 3. und 4. Band: Tierwelt, hg. von K. Möbius. Berlin 1898.
Distant, W. L., A Naturalist in the Transvaal. Lond. 1892.
Doflein, F., Ostasienfahrt. Leipz. 1906.
Doflein, F., Mazedonien. Jena 1921.
Engelhardt, R., Tiergeographie der Selachier. Beiträge z. Naturgesch. Ostasiens hg. von F. Doflein (Abh. Ak. Wiss. München m.-natw. Cl. IV. Suppl. Bd. 3). 1915.
Ergebnisse, Wissenschaftliche, einer zoolog. Expedition nach dem Baikal-See unter Leitung von A. Korotneff. 5 Lief. Kiew und Berlin 1905 bis 1912.
Ergebnisse der Plankton-Expedition der Humboldt-Stiftung. 5 Bde. Kiel und Leipzig 1892—1923.
Ergebnisse, Wissenschaftliche, der schwedischen Südpolar-Expedition 1901 bis 1903. Bd. 5, Zoologie. Stockholm 1905—1908.
Ergebnisse, Wissenschaftliche, der deutschen Tiefsee-Expedition, hg. von C. Chun. 20 Bde. Jena 1899—1919.
Faber, F., Über das Leben der hochnordischen Vögel. Leipzig 1825.
Fatio, V., Faune des Vertébrés de la Suisse. 5 Bde. Genf und Basel 1869—1890.
Fauna arctica. Eine Zusammenstellung der arktischen Tierformen, hg. von F. Römer und F. Schaudinn. 5 Bde. 1900—1910.
Fauna Hawaiiensis. Ed. by D. Sharp. 3 Bde. Cambridge 1899—1913.
Fauna und Flora des Golfs von Neapel und der angrenzenden Meeresabschnitte. Hg. v. d. Zoolog. Station zu Neapel. 35 Monographien. Berlin 1880—1921.
Festschrift der Preußischen Kommission zur wissensch. Untersuchung der deutschen Meere zu Kiel aus Anlaß ihres 50jähr. Bestehens. Kiel und Leipzig 1921.
Forel, F. A., Le Léman. 3 Bde. Lausanne 1892—1904.
Fritsch, G., Drei Jahre in Südafrika. Breslau 1868.
Fuhrmann, O. et Mayor, E., Voyage d'Exploration en Colombie. Neuchâtel 1914. (Mém. Soc. Sc. Nat.).
Gätke, H., Die Vogelwarte Helgoland. 2. Aufl. Braunschweig 1899.
Geyer, D., Unsere Land- und Süßwasser-Mollusken. 2. Aufl. Stuttgart 1909.
Goeldi, E. A., Die Tierwelt der Schweiz. Bern 1914.
Grote, W., Vogt, C. und Hofer, B., Die Süßwasserfische von Mitteleuropa. Leipzig 1909.
Grube, A. E., Ein Ausflug nach Triest und dem Quarnero. Mit 5 Taf. Berlin 1861.

Günther, A., Handbuch der Ichthyologie. Übers. von Hayek. Wien 1886.
Guppy, H. B., The Solomon Islands and their Natives. Lond. 1887.
Haeckel, E., Planktonstudien. Jena 1890.
Hamburger, Magalhaensische Sammelreise 1892/93, Ergebnisse. 3 Bde. Hamburg 1896—1907.
Handwörterbuch der Naturwissenschaften. 10 Bde. Jena 1912—1915.
Hantzsch, B., Beitrag zur Kenntnis der Vogelwelt Islands. Berlin 1905.
Harriman Alaska Series. Washington 1910.
Hartert, E., Aus den Wanderjahren eines Naturforschers. Berlin 1901—02.
Hartert, E., Die Vögel der paläarktischen Fauna. 3 Bde. Berlin 1910—1922.
Heilprin, A., The geographical and geological distribution of animals. 2. ed. Lond. 1894.
Henriksen, K. L. und Lundbeck, W., Groenlands Landarthropoder, in Meddelser om Groenland 22, S. 481—823. Kopenhagen 1917.
Hentschel, E., Grundzüge der Hydrobiologie. Jena 1923.
Herrick, F. H., The American Lobster. Washington 1895. (Bull. U. S. Fish Comm. for 1895).
Hesse, R. und F. Doflein, Tierbau und Tierleben, in ihrem Zusammenhang betrachtet. 2 Bde. Leipzig 1910, 1914.
Hickson, S. J., A Naturalist in North Celebes. Lond. 1889.
Hudson, W. H., The Naturalist in La Plata. 3. Ed. Lond. 1895.
v. Humboldt, Al., Ansichten der Natur. 2 Bde. 3. Aufl. Stuttgart 1849.
Hutton, F. W. und J. Drummond, The Animals of New Zealand. Christchurch und Lond. 1904.
v. Jhering, H., Archelenis und Archinotis. Leipzig 1907.
Ingolf-Expedition, The Danish, (to Iceland and Greenland). Copenhagen 1899—1914.
Jordan, D. St., The Fur Seals und Fur Seal Islands of the Northern Pacific. 4 Tle. Washington 1898 und 1899.
Jordan, D. St. und Evermann, B. W., The Fishes of North and Middle America. 4 Bde. Bull. U. S. National Mus. Nr. 47. Washington 1896 bis 1900.
Joubin, L., La Vie dans les Océans. Paris 1919.
Judeich, J. F. und H. Nitsche, Lehrbuch der mitteleuropäischen Forstinsektenkunde. 2 Bde. Wien 1895.
Junghuhn, F. W., Java. Deutsch von Haßkarl. 2 Bde. Leipzig 1854.
Kanitz, A., Temperatur und Lebensvorgänge. Berlin 1915.
Klunzinger, C. B., Bilder aus Oberägypten, der Wüste und dem Roten Meere. Stuttgart 1878.
Kobelt, W., Studien zur Zoogeographie. 2 Bde. Wiesbaden 1897—98.
Kobelt, W., Die Verbreitung der Tierwelt. Leipzig 1902.
Koenig, A., Avifauna spitzbergensis. Berlin 1911.
Koningsberger, J. C., Java zoologisch en biologisch. Batavia 1914.
Lauterborn, R., Die geographische und biologische Gliederung des Rheinstromes. 3 Teile. SB. Heidelberger Ak. Wiss. m.-n. Kl. B, 1916^{6}, 1917^{5}, 1918^{1}.
Lehmann, O., Das Kamel, seine geographische Verbreitung und die Bedingungen seines Vorkommens. Weimar 1891. Sonderdruck aus Kettlers Zeitschr. wiss. Geogr.
Leydig, F., Horae zoologicae. Jena 1902.
Livingstone, D., Missionsreisen und Forschungen in Südafrika. Deutsche Ausgabe. 2 Bde. Leipzig 1858.

Lo Bianco, S., Pelagische Tiefseefischerei der „Maja" in der Umgebung von Capri. Jena 1904.
Lohmann, H., Die Bevölkerung des Ozeans mit Plankton. Berlin 1920. (Arch. f. Biontologie 4, 3. Heft).
Lydekker, R., Die geographische Verbreitung und geologische Entwickelung der Säugetiere. Übersetzung von G. Siebert. Jena 1901.
v. Martens, Ed., Die preußische Expedition nach Ostasien. 4 Bde. Berlin 1864—1873.
Maxwell-Lefroy, H., Indian Insect Life. Calcutta und Simla 1909.
Meerwarth, H. und Soffel, K., Lebensbilder aus der Tierwelt, Bd. 1—3 Säugetiere, 4—6 Vögel. Leipzig.
Meliss, J. C., St. Helena. Lond. 1875.
Meyer, A. H. und Möbius, K., Die Fauna der Kieler Bucht. 2 Bde. Leipzig 1865—1872.
Michaelsen, W., Die geographische Verbreitung der Oligochaeten. Berlin 1903.
Michaelsen, W. und Hartmeyer, R., Die Fauna Südwest-Australiens. Jena 1907.
v. Middendorf, A. Th., Reise in den äußersten Norden und Osten Sibiriens. 4. Band. Sibirien in .... naturhistor. .... Beziehung. St. Petersburg 1859—1875.
Möbius, K., Die Auster und die Austernwirtschaft. Berlin 1877.
Möbius, K. und Heincke, F., Die Fische der Ostsee. Berlin 1883.
Mohnike, O., Blicke auf das Pflanzen- und Tierleben in den niederländischen Malaienländern. Münster 1883.
Mojsisovics, A. von, Das Tierleben der österreichisch-ungarischen Tiefebenen. Wien 1897.
Moseley, H. N., Notes by a Naturalist. An Account of Observations made during the Voyage of H. M. S. Challenger. Lond. 1892.
Murray, J. und Hjort, J., The Depths of the Ocean. Lond. 1912.
Naumanns Naturgeschichte der Vögel Mitteleuropas. 12 Bde. Neuauflage, hg. von C. Hennicke, Gera-Untermhaus 1897—1905.
Nehring, A., Über Tundren und Steppen der Jetzt- und Vorzeit. Berlin 1890.
Nordenskjöld, A. E., Studien und Forschungen. Leipzig 1885.
North American Fauna. Washington 1889ff.
Ortmann, A. E., Grundzüge der marinen Tiergeographie. Jena 1896.
Pagenstecher, A., Die geographische Verbreitung der Schmetterlinge. Jena 1909.
Passarge, S., Die Kalahari. Berlin 1904.
Pax, F., Die Tierwelt Schlesiens. Jena 1921.
Peschel, O., Neue Probleme der vergleichenden Erdkunde. 2. Aufl. Leipzig 1876.
Pfeffer, G., Versuch über die erdgeschichtliche Entwicklung der jetzigen Verbreitungsverhältnisse unserer Tierwelt. Hamburg 1891.
Pöppig, E., Reise in Chile, Peru und auf dem Amazonenstrome. 3 Bde. Leipzig 1836.
v. Prschewalski, N., Reisen in der Mongolei, im Gebiet der Tanguten und den Wüsten Nordtibets in den Jahren 1870—1873. Jena 1877.
v. Prschewalski, N., Reisen in Tibet und am oberen Lauf des Gelben Flusses in den Jahren 1879—1880. Jena 1884.
Report on the Scientific Results of the Voyage of H. M. S. Challenger, Zoology, 32 Bde. Lond. 1880—1889.

Résumé des observations sur le plancton des mers explorées par le conseil pendant les années 1902—1908. 1. Tl. 1910. 2. Tl. 1911, als bes. Hefte des Bull. trimestriel des résultats etc. publié p. l. bureau du conseil perm. intern. p. l'expl. de la mer.

Rütimeyer, L., Über die Herkunft unserer Tierwelt. Basel 1867.

Rütimeyer, L., Die Grenzen der Tierwelt. Basel 1868.

Sanderson, G. P., Thirteen Years among the Wild Beasts of India. Lond. 1878.

Sarasin, P. u. F., Materialien zur Naturgeschichte der Insel Celebes. I. Die Süßw.-Mollusken von C. 1898. II. Die Land-Moll. von C. 1899. III. Üb. d. geol. Geschichte von C. auf Grund der Tierverbreitung 1901. Wiesbaden.

Sarasin, P. u. F., Reisen in Celebes. 2 Bde. Wiesbaden 1905.

Sarasin, F., Neu-Caledonien und die Loyalty-Inseln. Reiseerinnerungen eines Naturforschers. Basel 1917.

Saville-Kent, W., The Great Barrier Reef of Australia. Lond. 1893.

Saville-Kent, W., The Naturalist in Australia. Lond. 1897.

Scharff, R. F., European Animals. Lond. 1907.

Schauinsland, (H. H.), Drei Monate auf einer Koralleninsel (Laysan). Bremen 1899.

Schillings, C. G., Mit Blitzlicht und Büchse. Neue Beobachtungen .... der Tierwelt von Äquatorial-Ostafrika. Leipzig 1905.

Schimper, F. A. W., Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage. Jena 1898.

Schnurre, O., Die Vögel der deutschen Kulturlandschaft. Marburg 1921.

Schomburgk, R. H., Reisen in Guiana und am Orinoko 1835—1839. Leipzig 1841.

Schultze, L., Aus Namaland und Kalahari. Jena 1907.

Schulze, Paul, Biologie der Tiere Deutschlands. Berlin 1922f.

Seitz, A., Die Großschmetterlinge der Erde. Stuttgart 1909—1923 u. weiter.

Semon, R., Im australischen Busch und an den Küsten des Korallenmeeres. 2. Aufl. Leipzig 1903.

Semper, C., Die Philippinen und ihre Bewohner. Würzburg 1869.

Seton, E. T., The Arctic Prairies. Lond. 1912.

Simroth, H., Die Entstehung der Landtiere. Leipzig 1891.

Sjöstedt, Y., Wissenschaftl. Ergebnisse der schwedischen Expedition nach dem Kilimandjaro usw. 1. Bd. Stockholm 1910.

Spencer, B. und E. J. Gillen, Across Australia. 2 Bde. Lond. 1912.

v. d. Steinen, K., Unter den Naturvölkern Central-Brasiliens. Berlin 1894.

Steinhardt, Vom wehrhaften Riesen und seinem Reich. Hamburg (1920).

Steinmann, P., Praktikum der Süßwasserbiologie I. Berlin 1915.

Steuer, A., Planktonkunde. Leipzig 1910.

Taylor, J. W., Monograph of the Land- and Freshwater Mollusca of the British Isles. Vol. 1. Leeds 1894—1900.

Tennent, J. E., Sketches of the Natural History of Ceylon. Lond. 1861.

Thomson, G. M., The Naturalisation of Animals and Plants in New Zealand. Cambridge 1922.

Thomson, C. Wyville, The Atlantic. A prelim. account of the ... voyage of H. M. S. Challenger. 2 Bde. Lond. 1877.

Tierreich, Das. Eine Zusammenstellung und Kennzeichnung der rezenten Tierformen, hg. von F. E. Schulze. Berlin 1896 ff.

Tristram, H. B., The Great Sahara. Lond. 1860.

v. Tschudi, Fr., Das Tierleben der Alpenwelt. 2. Aufl. Leipzig 1854.
Voeltzkow, A., Reise in Ostafrika in d. J. 1903—1905. 4 Bde. Stuttgart 1906—1914.
Volkens, G., Der Kilimandscharo. Berlin 1897.
Wagner, M., Die Entstehung der Arten durch räumliche Sonderung. Gesammelte Aufsätze. Basel 1889.
Waibel, L., Urwald, Veld, Wüste. Breslau 1921.
Wallace, A. R., The Malay Archipelago. 4. Ed. Lond. 1872.
Wallace, A. R., Australasia. Lond. 1879.
Wallace, A. R., A Narrative of Travels on the Amazon and Rio Negro. 2. Ed. Lond. 1889.
Wallace, A. R., Island Life. 2. Ed. Lond. 1892.
Walter, J., Das Gesetz der Wüstenbildung in Gegenwart und Vorzeit. 2. Aufl. Leipzig 1912.
Weber, M., Ergebnisse einer Forschungsreise nach Niederländisch-Indien. 4 Bde. Leiden 1890—1901.
Weber, M., Der indo-australische Archipel und die Geschichte seiner Tierwelt. Jena 1902.
Wesenberg-Lund, C., Studier over de Danske søers Plankton (Plancton Investigations), Specielle Del. Kjøbenhavn 1904.
Wesenberg-Lund, C., Insektlivet i ferske Vande. Kjøbenhavn 1915.
Whitehead, J., Exploration of Mount Kina Balu, North Borneo. Lond. 1893.
Winterstein, H., Handbuch der vergleichenden Physiologie. 4 Bde. Jena 1910—1923.
Zacher, F., Die Geradflügler Deutschlands und ihre Verbreitung. Jena 1917.
Zittel, K. A. v., Grundzüge der Paläontologie. 2 Bde. 3. Aufl. München 1910f.
Zschokke, F., Die Tierwelt der Hochgebirgsseen. Basel 1900.
Zschokke, F., Tiefseefauna der Seen Mitteleuropas. Leipzig 1911.
Zschokke, F. und P. Steinmann, Die Tierwelt der Umgebung von Basel. Basel 1911.

Autoren-Register.

Sarasin, 28(13), 58(29)

Sach-Register.

Druck von Ant. Kämpfe in Jena.

Aufgaben und Ziele einer vergleichenden Physiologie auf geographischer Grundlage. Von Dr. **Hans Fitting,** o. ö. Professor der Botanik. 42 S. gr. 8° 1922 Gmk —.90

In der Pflanzenphysiologie macht sich in den letzten Jahren in zunehmendem Maße eine Betrachtungsweise geltend, die für sie von hoher Bedeutung zu werden beginnt und aus der sich ein neuer Zweig als „geographische Physiologie" zu entwickeln scheint. Bisher ist noch niemals der Versuch gemacht worden, die Aufgaben dieser Wissenschaft klar in ihren Umrissen zu zeichnen. Der auf diesem Gebiete mit langjährigen Erfahrungen vertraute Verfasser zeigt in diesem Vortrag die neue Richtung in ihren Zielen und in ihren bisherigen Ergebnissen.

Die Biologie des Donaudeltas und des Inundationsgebietes der unteren Donau. Vortrag, gehalten auf dem VIII. Internationalen Zoologen-Kongreß in Graz am 15. August 1910. Von Dr. **Gr. Antipa,** Direktor des Naturhistor. Museums in Bukarest. Mit 18 Abbild. im Text. (Abdr. aus „Verhandl. d. VIII. internat. Zool.-Kongr. zu Graz 1910".) III, 48 S. gr. 8° 1911 Gmk 1.50

Inhalt: Einleitung. — 1. Kurze physikalische Beschreibung des Gebietes und sein Verhältnis zum Wasserstand des Flusses. 2. Das Leben im Inundationsgebiete der unteren Donau. (Das Verhalten der Landpflanzen und der Landtiere während des Hochwassers, während des Niederwasserstandes und während der Dürre. Das Leben auf dem Plaur. Die Wasserpflanzen und die Wassertiere während des Hochwassers und während der Dürre.)

Horae zoologicae. Zur vaterländischen Naturkunde. Ergänzende sachliche und geschichtliche Bemerkungen. Von Dr. **Franz Leydig,** emerit. Prof. IV, 280 S. gr. 8° 1902 Gmk 6.—

Natur und Schule 1903, II, 2: . . . ein Forscher, der in naturwissenschaftlichen Dingen über eine Fülle von Erfahrungen verfügt, wie unter den Lebenden kaum ein zweiter . . .

. . . Es spricht aus diesen Blättern ein geduldiger und glücklicker Beobachter, eine Natur, die ihre Lust im sicheren Erfassen des Tatsächlichen hat, ein Forscher, der im Herausarbeiten des Begrifflichen Zweck und Ziel seines Schaffens sieht und sich daher mit viel weniger Behagen phantasiemäßig in die Dinge hineinhört . . .

Der unermüdliche Beobachter dokumentiert sich hier als der feinste und begeistertste Kenner alter zoologischer Literatur, namentlich der des 18. Jahrhunderts, als ein Gelehrter von erstaunlicher Belesenheit, die nicht nur in dem eignen Fache und allen nachbarlich gelegenen Gebieten heimisch ist, sondern sich selbst bis in die entlegensten Winkel der Novellistik erstreckt . . .

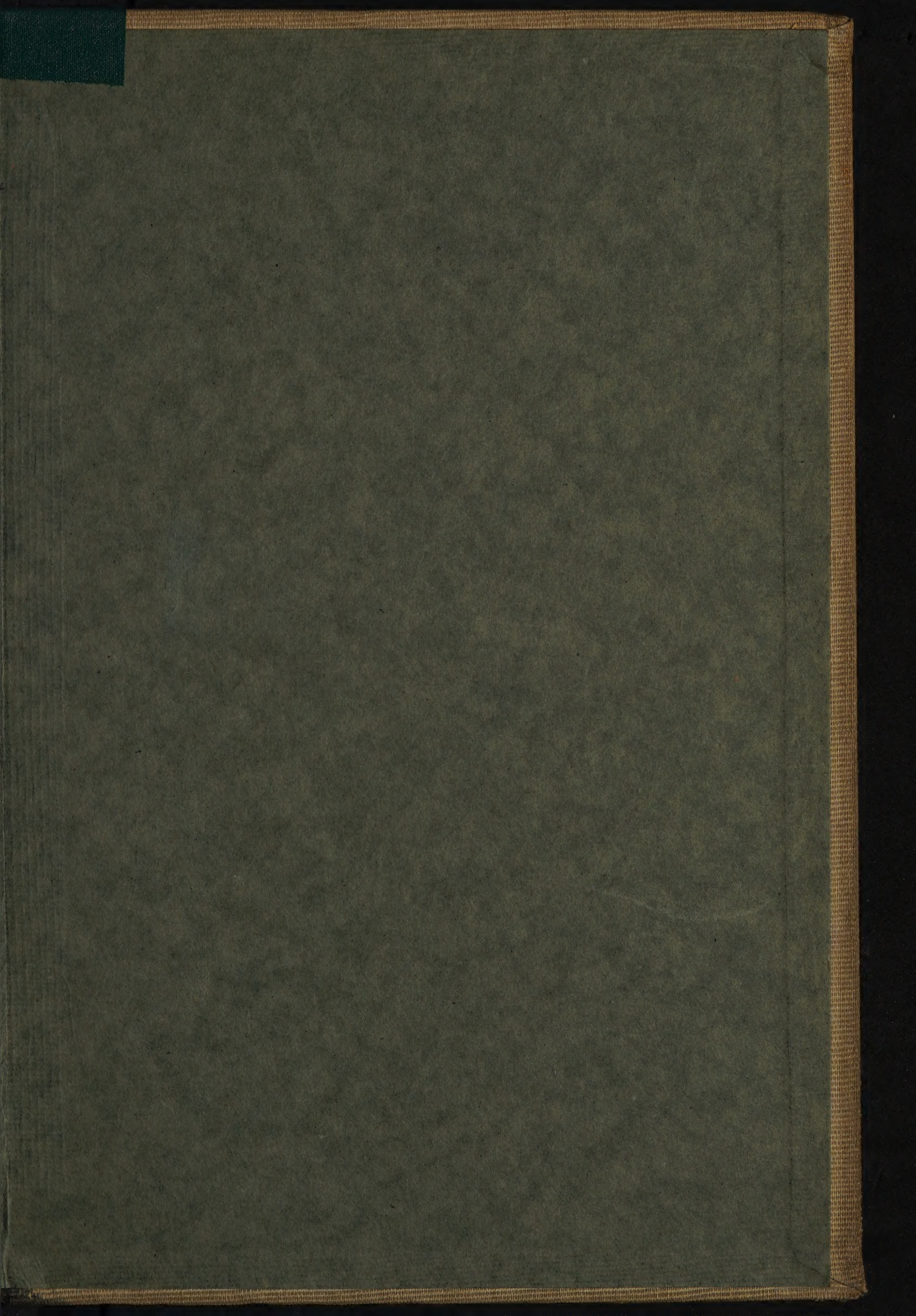
Über die Geschichte der Tierwelt von Ceylon. Von **Fritz Sarasin.** Mit 6 geogr. Karten auf 3 Taf. (Zoologische Jahrb. Suppl. XII, Heft 1.) 160 S. gr. 8° 1910 Gmk 7.—

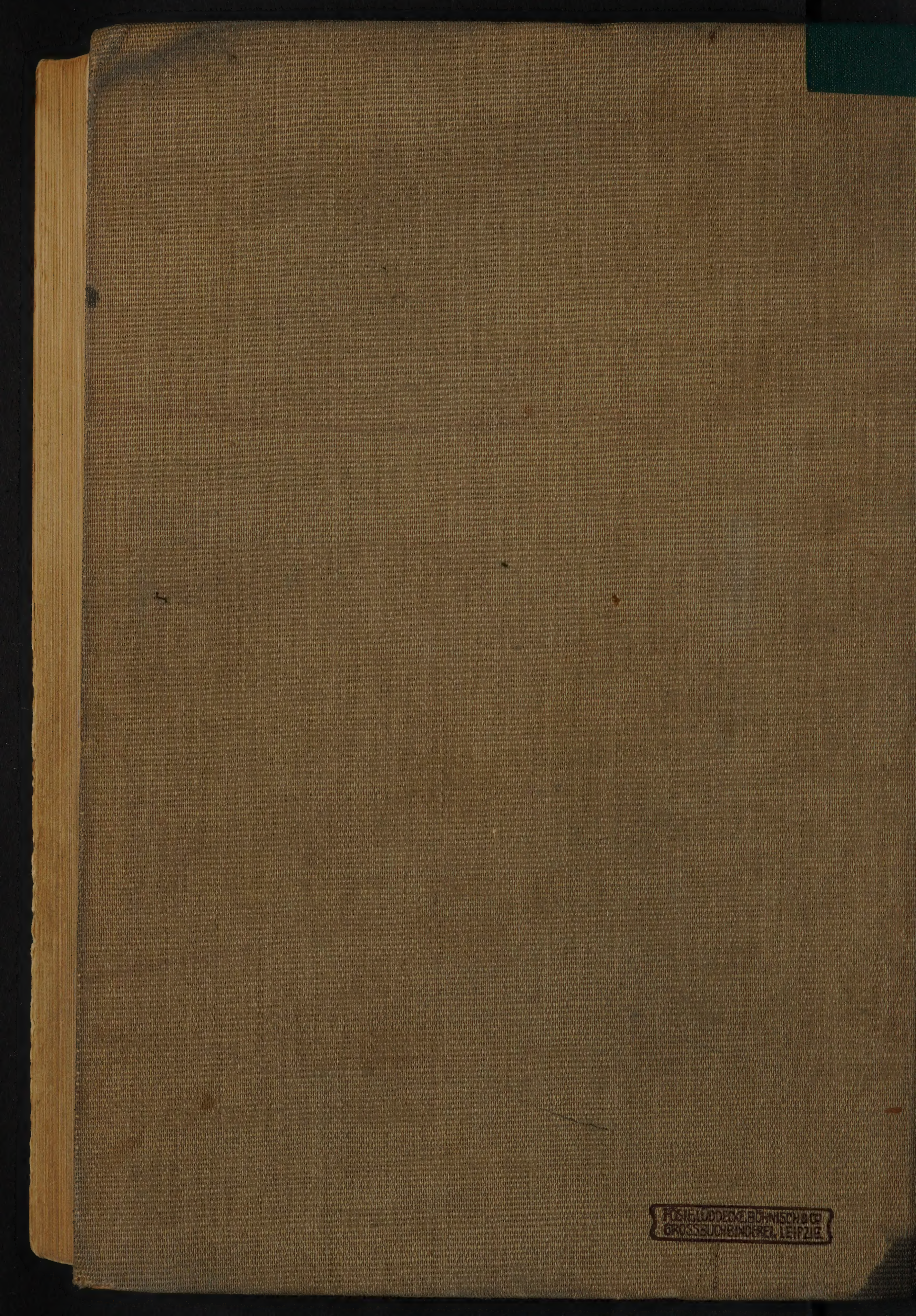
Geol. Anzeiger, Juni 1911: Diese gründliche Arbeit, in der sich der Fleiß mit der Fähigkeit, den gesammelten Stoff zu erhellenden Schlüssen zu verwenden, in sehr glücklicher Weise vereint, geht auch die Erdkundigen an, die sonst tiergeographischen Fragen nur wenig Teilnahme schenken, da manche wichtige Angelegenheit allgemeinerer Art, wie z. B. der Streit um den Kontinent Lemurien, in dem Buche Sarasins behandelt wird.

Fr. Braun (Graudenz).

Der indo-australische Archipel und die Geschichte seiner Tierwelt. Von Prof. Dr. **Max Weber,** Amsterdam. Nach einem auf der Versammlung deutscher Naturforscher und Ärzte zu Karlsbad am 22. Sept. 1902 gehaltenen Vortrag in erweiterter Form herausgegeben. Mit 1 Karte. 46 S. gr. 8° 1902 Gmk 1.—

Diese Schrift ist für weitere Kreise bestimmt. Sie vermittelt authentische Auskunft über die Auffassung, welche sich die Wissenschaft über den Hinterindischen Archipel und seine eigenartigen biologischen Verhältnisse gebildet hat. Als wichtigstes Resultat der Untersuchung ergibt sich, daß die jetzige Tierwelt Australiens auf eine zusammenhängende asiatisch-australische Kontinentalmasse hinweist, deren Schicksale auch auf die Fauna einen zwingenden Einfluß ausübten.




LÜDDECKE, BÖHNISCH & Co
GROSSBUCHBINDEREI, LEIPZIG